

Taktile Illusionen:
Wahrnehmung und neuronale Analyse spatiotemporaler Reizmuster

Inauguraldissertation
zur Erlangung des akademischen Grades eines
Doktors der Philosophie
der Universität Mannheim

Vorgelegt von

Annette Margarete Stolle
aus Neustadt an der Weinstraße

Mannheim, August 2003

Fakultät für Sozialwissenschaften
Dekan: Prof. Dr. Dagmar Stahlberg
Referent: Prof. Dr. Rupert Hölzl
Koreferent: Prof. Dr. Herta Flor

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 15. Januar 2004

Vorwort

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen des Landesforschungsschwerpunkts „Berechnung und Transformation visueller Merkmale für taktile Sehersatzsysteme“ an der Universität Mannheim (Prof. Dr. R. Männer, Prof. Dr. C. Schnörr, Prof. Dr. R. Hölzl), in dem taktile Illusionen untersucht wurden, mit deren Hilfe das räumliche Auflösungsvermögen der taktilen Übertragung erhöht werden kann. Die mit dem Saltationsphänomen herstellbaren Verschiebungen in der taktilen Ortswahrnehmung sollten dazu genutzt werden, mit einer minimalen Anzahl von Reizgebern eine möglichst hohe Anzahl virtueller Reizorte zu erzeugen.

Bei der genaueren Analyse im Labor für Klinische Psychophysiologie des Otto-Selz-Instituts (Leiter: Prof. Dr. R. Hölzl) wurde sehr schnell die Bedeutung der Saltationsphänomene für die Untersuchung dynamischer neuronaler Prozesse bei der Verarbeitung spatiotemporaler Reize klar. Die räumliche und gedankliche Nähe zu anderen Themenschwerpunkten der Arbeitsgruppe wie die zerebrale Verarbeitung von Schmerz und viszerale Reizen bei chronischen Erkrankungen führten dazu, dass das Phänomen und die daraus abgeleiteten neuronalen Prozesse von der Arbeitsgruppe verstärkt auch unter klinischen Aspekten der Körperwahrnehmung diskutiert wurden. In diesem Zusammenhang wird die Untersuchung des Saltationsphänomens in zukünftigen Studien der Arbeitsgruppe fortgeführt. Diese Arbeit liefert dazu die Grundlagen.

An dieser Stelle möchte ich mich ganz herzlich bei den Kollegen und Kolleginnen am Labor für Klinische Psychophysiologie bedanken, die mich bei meiner Arbeit unterstützt haben. Mein größter Dank gilt meinem Betreuer und Hauptreferenten der Dissertation, Herrn Prof. Dr. Rupert Hölzl. Er hat diese Arbeit thematisch und konzeptuell angeregt und fachlich begleitet. Weiterhin möchte ich mich bei Herrn Dr. Dieter Kleinböhl bedanken, der den Aufbau der verschiedenen Experimentierumgebungen mitentwickelte und betreute. Er unterstützte mich bei der Planung und Durchführung der fMRT-Experimente und war immer offen für fachliche Diskussionen. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. Andreas Möltner, der mich in statistischen Fragen beriet. Ohne die technische Unterstützung von Herrn Dipl.-Ing. Thomas Scheller und Herrn Alfred Kube (Otto-Selz-Werkstatt) wäre die Erstellung und Optimierung der experimentellen Aufbauten nicht möglich gewesen. Bei meinen fMRT-Messungen unterstützten mich außerdem die Physiker der Arbeitsgruppe Funktionelle und Phy-

siologische Bildgebung mit der Magnetresonanztomographie (Arbeitsgruppenleiter: Prof. Dr. Lothar R. Schad), Abteilung Biophysik und Medizinische Strahlenphysik des Deutschen Krebsforschungszentrums in Heidelberg, allen voran Herr Dr. Michael Amann, bei dem ich mich herzlich bedanke. Bei Herrn Dipl.-Phys. Thorsten Maucher (Arbeitsgruppe Electronic Vision, Leiter: Prof. Dr. Karlheinz Meier), Kirchhoff-Institut für Physik der Universität Heidelberg, möchte ich mich für die Bereitstellung des Prototyps der grundlegenden pneumatischen Apparatur und der Steuersoftware bedanken und für seine Beratung und Unterstützung beim Aufbau. Weiterhin möchte ich mich bei Herrn Dipl.-Math. Jens Keuchel, Lehrstuhl für Bildverarbeitung, Mustererkennung und Computergrafik (Prof. Dr. Christoph Schnörr) der Universität Mannheim, für die Einrichtung der Steuersoftware zur Verwendung unter Real-Time-Linux bedanken, die einen wichtigen Fortschritt bei der Applikation der Reizmuster in dieser Arbeit ermöglichte.

Bei allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Labors möchte ich mich für die gute Zusammenarbeit bedanken. Vor allem Herr Dipl.-Psych. Jörg Trojan hat diese Arbeit mit vielen Anregungen und Diskussionen unterstützt. Herr cand.-psych. Stefan Keiz und Frau cand.-psych. Antonija Mrsic haben vielfältige Unterstützung bei der Planung und Durchführung der Studien gegeben und den Versuchsaufbau immer wieder mit mir diskutiert, ausprobiert und mir wertvolle Anregungen gegeben.

Mein herzlicher Dank gilt nicht zuletzt meinen Probanden, die meine Untersuchung mit ihrer Geduld erst möglich gemacht haben.

Gefördert wurde diese Arbeit im Rahmen des Landesforschungsschwerpunkts „Berechnung und Transformation visueller Merkmale für taktile Sehersatzsysteme“. Weiterhin gilt mein Dank der Universität Mannheim, die mit einer Anschubfinanzierung das Projekt unterstützte und dem Otto-Selz-Institut (Direktor: Prof. Dr. Werner W. Wittmann), welches mir ebenfalls Mittel zur Verwirklichung der vorliegenden Arbeit zur Verfügung stellte.

Die Teilstudie zur zerebralen Verarbeitung spatiotemporaler Reizmuster wurde weiterhin gefördert durch das DFG Projekt „Funktionelle Echtzeit MR-Bildgebung multifokaler zerebraler Aktivierung am Modell der Schmerzverarbeitung“ (Ho 904/10-112), in welchem die spatiotemporalen taktilen Reizmuster als Vergleichsbedingungen zur repetitiven Schmerzstimulation dienten.

Annette M. Stolle

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	i
1 Die Bedeutung taktiler Illusionen für die Neurowissenschaften	1
2 Verarbeitung taktiler Information	5
2.1 Physiologie: Zentrale Verarbeitung	5
2.1.1 Spinale Reizweiterleitung	5
2.1.2 Zentrale Reizweiterleitung	5
2.1.3 Zentrale Repräsentation	7
2.1.4 Plastizität im somatosensorischen Kortex	10
2.1.5 Dynamisches neuronales Netzwerkmodell	13
2.1.6 Funktionelle Bildgebung der Somatosensorik	14
2.2 Psychophysik: Räumliches und zeitliches Auflösungsvermögen der Haut	18
2.2.1 Klassische Zweipunktschwelle	18
2.2.2 Sukzessive Zweipunktschwelle	20
2.2.3 Punktlokalisation	22
2.2.4 Distanzwahrnehmung	24
2.2.5 Zeitliches Auflösungsvermögen	26
2.3 Zusammenfassung	27
3 Taktile Illusionen	29
3.1 Sensorische Saltation	29
3.1.1 „Multiple Rabbit“	30
3.1.2 „Reduced Rabbit“ und „Utterly Reduced Rabbit“	31
3.1.3 „Symmetrical Rabbit“	33
3.1.4 „Tibbar“	36
3.1.5 „Hybrid Rabbit“	37
3.1.6 Eigenschaften der Stimuli	38
3.1.7 Durchführungsmodus	39
3.1.8 Saltatorisches Areal	40
3.1.9 Erklärungsmodelle	40
3.2 Tau-Effekt	45
3.2.1 Klassisches Tau-Paradigma	46
3.2.2 Reduziertes Tau-Paradigma	47

3.2.3	Erweitertes Tau-Paradigma	48
3.2.4	Erklärungsmodell	50
3.3	Andere taktile Illusionen	52
3.3.1	Békésy-Effekt	52
3.3.2	Scheinbewegung	57
3.4	Integratives Modell spatiotemporaler taktiler Illusionen	60
3.4.1	Integratives Modell in Anlehnung an neuronale Verarbeitungs- mechanismen	61
3.4.2	Zusammenfassung	67
4	Ziele und Fragestellungen	69
4.1	Aufbau und Prüfung der Experimentierumgebung	70
4.2	Punktlokalisierung zur psychophysikalischen Skalierung	71
4.3	Spatiale und temporale Effekte	73
4.3.1	Spatiale Effekte	73
4.3.2	Spatiotemporale Effekte	73
4.4	Zerebrale Repräsentation taktiler Illusionen	76
5	Allgemeine Methodik	79
5.1	Apparatur	79
5.1.1	Reizgeber	79
5.1.2	Ansteuerung	81
5.1.3	Reizgeberanordnung und Applikation	83
5.1.4	3D-Positionsgeber	90
5.1.5	Steuersoftware	91
5.2	Experimentierumgebung	92
5.2.1	Psychophysikalische Studien	92
5.2.2	Studie mit Magnetresonanztomographie	92
5.3	Probanden	94
5.4	Experimentelle Prozeduren	94
5.4.1	Reizmuster: einzelne Reize (SS)	95
5.4.2	Reizmuster: „utterly reduced rabbit“ (URR)	95
5.4.3	Reizmuster: zwei Reize am gleichen Reizort (DS)	95
5.4.4	Reizmuster: „reduced rabbit“ (RR)	96
5.4.5	Reizmuster: Kontrolle (K)	96
5.5	Untersuchungsablauf	96
5.5.1	Vorstudie 1	98
5.5.2	Vorstudie 2	99
5.5.3	Hauptstudie 1	100
5.5.4	Hauptstudie 2	100
5.5.5	Hauptstudie 3	102
5.6	Experimentelles Design	104
5.7	Statistische Auswertung der psychophysikalischen Daten	105
5.7.1	Transformation der Rohdaten	105

5.7.2	Datenvorbereitung	107
5.7.3	Messparameter	108
5.7.4	Kriterien zur Quantifizierung des Saltationseffekts	109
5.7.5	Kriterien zur Quantifizierung von Fehlern in der Wahrnehmung der zeitlichen Reizabfolge	112
5.7.6	Statistik	113
5.8	Statistische Auswertung der MRT-Daten	115
5.8.1	Vorbereitung der Daten	115
5.8.2	Funktionelle Analyse	116
6	Vorstudie 1: Entwicklung der Methoden	117
6.1	Fragestellung	117
6.2	Methodik	118
6.3	Ergebnisse	119
6.3.1	Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“	119
6.3.2	Häufigkeit des Saltationseffekts	120
6.4	Diskussion	121
7	Vorstudie 2: Optimierung der Methoden	125
7.1	Fragestellung	126
7.2	Methodik	126
7.3	Ergebnisse: Vorstudie 2.1	128
7.3.1	Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“	128
7.3.2	Häufigkeit des Saltationseffekts	128
7.4	Ergebnisse: Vorstudie 2.2	129
7.4.1	Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“	129
7.4.2	Häufigkeit des Saltationseffekts	129
7.5	Diskussion	131
8	Hauptstudie 1: Punktllokalisierung	135
8.1	Fragestellung	135
8.1.1	Punktllokalisierung	135
8.1.2	Spatiale Effekte	136
8.1.3	Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“	136
8.2	Methodik	137
8.2.1	Stichprobe	137
8.2.2	Apparatur	137
8.2.3	Experimentelles Design	138
8.3	Ergebnisse	139
8.3.1	Punktllokalisierung	139
8.3.2	Spatiale Effekte	142
8.3.3	Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“	144
8.3.4	Zeitliches Auflösungsvermögen	146
8.4	Diskussion	147

8.4.1	Punktlokalisation	147
8.4.2	Spatiale Effekte	149
8.4.3	Spatiotemporale Effekte	151
8.4.4	Zusammenfassung	155
9	Hauptstudie 2: Psychophysik taktiler Illusionen	157
9.1	Fragestellung	158
9.1.1	Spatiale Effekte	158
9.1.2	Spatiotemporale Effekte	159
9.2	Methodik	161
9.2.1	Stichprobe	161
9.2.2	Apparatur	161
9.2.3	Experimentelles Design	162
9.3	Ergebnisse	165
9.3.1	Spatiale Effekte	165
9.3.2	Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“	167
9.3.3	Spatiotemporale Effekte: „utterly reduced rabbit“	176
9.3.4	Vergleich der beiden Saltationsformen	184
9.4	Diskussion	185
9.4.1	Spatiale Effekte	185
9.4.2	Dynamische spatiotemporale Effekte	189
9.4.3	Mittelfristige spatiotemporale Effekte	194
9.4.4	Längerfristige spatiotemporale Effekte	196
9.4.5	Vergleich der beiden Saltationsformen	198
9.4.6	Zusammenfassung	199
10	Hauptstudie 3: Zerebrale Repräsentation spatiotemporaler Illusionen	201
10.1	Fragestellung	202
10.1.1	Spatiale Effekte	202
10.1.2	Spatiotemporale Effekte	202
10.2	Methodik	203
10.2.1	Stichprobe	203
10.2.2	Apparatur	203
10.2.3	Psychophysikalische Prozedur	204
10.2.4	Messprozedur: MRT	205
10.2.5	Experimentelles Design	206
10.2.6	Auswertung	206
10.3	Ergebnisse	207
10.3.1	Spatiale Effekte	207
10.3.2	Spatiotemporale Effekte	212
10.4	Diskussion	214
10.4.1	Spatiale Effekte	214
10.4.2	Spatiotemporale Effekte	218
10.4.3	Zusammenfassung	222

11 Zusammenfassende Diskussion und Ausblick	223
11.1 Perzeptive Repräsentation spatialer Reizmuster	224
11.2 Perzeptive Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster	226
11.2.1 Dynamische Effekte	226
11.2.2 Mittelfristige Effekte	229
11.2.3 Längerfristige Effekte	230
11.3 Zerebrale Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster	232
11.4 Klinische Anwendungsmöglichkeiten	235
12 Zusammenfassung	239
Literaturverzeichnis	243
Anhänge	257
A Anhang Methodik	259
A.1 Vergleich des eigenen Versuchsaufbaus mit dem von Geldard & Sher- rick 1990	259
A.2 Steuersoftware VISOR	259
A.3 Probandeninformation	260
A.3.1 Vorstudien 1, 2 und Hauptstudie 1	260
A.3.2 Hauptstudie 2	261
A.3.3 Hauptstudie 3	261
A.4 Einverständniserklärung	262
A.5 Fragebogen (Hauptstudie 3)	263
A.6 Instruktionen	264
A.6.1 Sitzposition	264
A.6.2 Vorstudie 1: Experimentelle Prozedur	264
A.6.3 Vorstudie 2: Experimentelle Prozedur	265
A.6.4 Hauptstudie 1: Experimentelle Prozedur	266
A.6.5 Hauptstudie 2: Intensitätsvergleich	267
A.6.6 Hauptstudie 2: Experimentelle Prozedur	267
A.6.7 Hauptstudie 3: Experimentelle Prozedur	269
A.7 Statistische Auswertung der fMRT-Daten	271
B Anhang Ergebnisse	273
B.1 Vorstudie 1	273
B.1.1 Vergleich der Abfolgebedingungen: „reduced rabbit“	273
B.1.2 Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	274
B.1.3 Individuelle Kennlinien des Saltationseffekts: „reduced rabbit“	275
B.1.4 Bewertung der Untersuchungsanordnung	277
B.2 Vorstudie 2.1	278
B.2.1 Saltationseffekt: „reduced rabbit“	278
B.2.2 Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	278

B.2.3	Individuelle Kennlinien des Saltationseffekts: „reduced rabbit“	279
B.3	Vorstudie 2.2	280
B.3.1	Saltationseffekt: „reduced rabbit“	280
B.3.2	Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	280
B.3.3	Individuelle Kennlinien des Saltationseffekts: „reduced rabbit“	281
B.3.4	Bewertung der Untersuchungsanordnung	283
B.4	Hauptstudie 1	283
B.4.1	Punktlokalisation	283
B.4.2	Spatiale Effekte	285
B.4.3	Spatiotemporale Effekte beim „reduced rabbit“	287
B.4.4	Alpha-Adjustierung	291
B.5	Hauptstudie 2	292
B.5.1	Spatiale Effekte	292
B.5.2	Spatiotemporale Effekte beim „reduced rabbit“	294
B.5.3	Spatiotemporale Effekte beim „utterly reduced rabbit“	297
B.5.4	Vergleich der beiden Saltationsformen	299
B.5.5	Alpha-Adjustierung	300
B.6	Hauptstudie 3	301
B.6.1	Signal-Änderungsrate der funktionellen Aktivierungen	301
B.6.2	Saltationseffekt: „reduced rabbit“	301
B.6.3	Kontraste in der Aktivierung	302
B.6.4	BOLD-Antworten auf die unterschiedlichen Reizmuster	303

Tabellenverzeichnis

5.1	Übersicht über die Reizmuster und ihre Bedingungsvariationen. . . .	105
6.1	Vorstudie 1: Experimentelles Design	119
6.2	Vorstudie 1: Häufigkeit des Saltationseffekts	121
7.1	Vorstudie 2: Experimentelle Designs	128
7.2	Vorstudie 2.2: Häufigkeit des Saltationseffekts	130
8.1	Hauptstudie 1: Experimentelle Designs	139
8.2	Hauptstudie 1: Effekt der Reizanzahl auf den Lokalisationsfehler . . .	142
8.3	Hauptstudie 1: Häufigkeit des Saltationseffekts	145
9.1	Hauptstudie 2: Experimentelle Designs	164
9.2	Hauptstudie 2: Abfolge der Reizmusterklassen	164
9.3	Hauptstudie 2: Häufigkeit des Saltationseffekts beim „reduced rabbit“	173
9.4	Hauptstudie 2: Häufigkeit des Saltationseffekts beim „utterly reduced rabbit“	182
10.1	Hauptstudie 3: Experimentelle Designs	207
10.2	Hauptstudie 3: Talairach-Koordinaten der aktivierten Areale	209
10.3	Hauptstudie 3: Zusammenhang zwischen Aktivierung und Saltation .	214
B.1	Vorstudie 1: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Regression)	274
B.2	Vorstudie 1: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	274
B.3	Vorstudie 2.1: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Regression)	278
B.4	Vorstudie 2.1: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	278
B.5	Vorstudie 2.2: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Regression)	280
B.6	Vorstudie 2.2: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	280
B.7	Hauptstudie 1: Lokalisation einzelner Reize	283
B.8	Hauptstudie 1: Lokalisation zweier sukzessiver Reize	284
B.9	Hauptstudie 1: Übereinstimmung zwischen der Lokalisation zweier sukzessiver Reize	284

B.10 Hauptstudie 1: Effekt von SOA auf die Lokalisation von S1 bei Reizmuster Kontrolle	284
B.11 Hauptstudie 1: Effekt der Reizposition auf die Lokalisation (Wilcoxon-Signed-Rank)	285
B.12 Hauptstudie 1: Lokalisationsfehler auf dem Unterarm	285
B.13 Hauptstudie 1: Effekt der Reizposition auf die Richtung der Fehllokalisation	286
B.14 Hauptstudie 1: Position der Reizgeber auf dem Unterarm	286
B.15 Hauptstudie 1: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Regression)	287
B.16 Hauptstudie 1: Lokalisation von S1 bei unterschiedlichen SOA-Intervallen beim „reduced rabbit“	287
B.17 Hauptstudie 1: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S0, S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Korrelation)	287
B.18 Hauptstudie 1: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Regression)	290
B.19 Hauptstudie 1: Alpha-Adjustierung nach Bonferroni-Holm	291
B.20 Hauptstudie 2: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation einzelner Reize	292
B.21 Hauptstudie 2: Effekt der Reizposition auf die Lokalisation einzelner Reize (Wilcoxon-Signed-Rank)	293
B.22 Hauptstudie 2: Effekt der Reizposition auf die Richtung der Fehllokalisation	293
B.23 Hauptstudie 2: Lokalisationsfehler auf dem Unterarm	293
B.24 Hauptstudie 2: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	294
B.25 Hauptstudie 2: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S1 beim „reduced rabbit“	294
B.26 Hauptstudie 2: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S2 beim „reduced rabbit“	294
B.27 Hauptstudie 2: Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S0, S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Korrelation)	294
B.28 Hauptstudie 2: Mixed-Model-Analyse für die Residuen der transformierten Werte von S1 ($\text{Modell}_{(\text{SOA}, \text{NR})}$) beim „reduced rabbit“	295
B.29 Hauptstudie 2: Mixed-Model-Analyse für die relativen Lokalisationswerte von S1 ($\Delta S1_{\text{rel}}$) beim „reduced rabbit“	297
B.30 Hauptstudie 2: Lokalisation der Reize beim „utterly reduced rabbit“	297
B.31 Hauptstudie 2: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S1 beim „utterly reduced rabbit“	297
B.32 Hauptstudie 2: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S2 beim „utterly reduced rabbit“	297
B.33 Hauptstudie 2: Mixed-Model-Analyse für die Residuen der transformierten Werte von S1 $\text{Modell}_{(\text{SOA}, \text{NR})}$ beim „utterly reduced rabbit“	298
B.34 Hauptstudie 2: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S1 bei den beiden Saltationsformen	299

B.35 Hauptstudie 2: Alpha-Adjustierung nach Bonferroni-Holm	300
B.36 Hauptstudie 3: Signal-Änderungsraten der Aktivierungen	301
B.37 Hauptstudie 3: Saltationseffekt	301
B.38 Hauptstudie 3: Talairach-Koordinaten der Kontraste zwischen den Reizmustern	302

Abbildungsverzeichnis

1.1	Repräsentation taktiler Reize	3
2.1	Zuordnung der Körperoberfläche zu den Rückenmarkssegmenten . . .	6
2.2	Verlauf der somatosensorischen Afferenzen	7
2.3	Somatosensorischer Kortex	8
2.4	Effekt von Inhibition an somatosensorischen Relaisstationen	9
2.5	Verarbeitung zeitlich assoziierter Reize im neuronalen Netzwerkmodell	14
2.6	Topographie des somatosensorischen Kortex	15
2.7	Taktile Schwellen	21
3.1	Karikatur des „cutaneous rabbit“	30
3.2	Experimentelles Paradigma für Saltation beim „multiple rabbit“ . . .	30
3.3	Experimentelle Paradigmen für Saltation beim „reduced“ und „utter- ly reduced rabbit“	32
3.4	Kennlinien beim „reduced rabbit“: Ergebnisse nach Geldard (1975) .	34
3.5	Experimentelles Paradigma für Saltation beim „symmetrical rabbit“ nach Geldard (1975)	35
3.6	Experimentelles Paradigma für Saltation beim „symmetrical rabbit“ nach Kilgard & Merzenich (1995)	35
3.7	Experimentelles Paradigma für Saltation beim „tibbar“ nach Cholewiak	36
3.8	Experimenteller Aufbau zur Untersuchung sensorischer Saltation nach Geldard und Sherrick (1986)	39
3.9	Saltatorische Areale	41
3.10	Kortikale Verarbeitungsmechanismen bei Saltation	44
3.11	Experimentelles Paradigma beim klassischen Tau	47
3.12	Experimentelles Paradigma beim reduzierten Tau	47
3.13	Experimentelles Paradigma beim erweiterten Tau	49
3.14	Békésy-Effekt im taktilen und auditiven System	54
3.15	Effekt lateraler Inhibition auf die Wahrnehmung zweier Druckreize . .	56
3.16	Schematische Darstellung der Wahrnehmung von Scheinbewegung . .	58
5.1	Reizgeber	80
5.2	Stimulusverläufe bei unterschiedlichen experimentellen Aufbauten. . .	82
5.3	Aufbau zur Ansteuerung der Reizgeber	83
5.4	Schematische Darstellung der Reizgeberanordnung 1	84

5.5	Schematische Darstellung der Reizgeberanordnung 2	85
5.6	Schematische Darstellung der Reizgeberanordnung 4	88
5.7	Repräsentation des Fußes im primären somatosensorischen Kortex . .	89
5.8	Schematische Darstellung der Reizgeberanordnung 5	90
5.9	Funktionsweise des 3D-Positionsgebers	91
5.10	Aufbau der Experimentierumgebung in Hauptstudie 3 (MRT)	93
5.11	Schematische Darstellung der experimentellen Prozeduren	97
5.12	Abfolge der experimentellen Prozeduren in Hauptstudie 3	103
5.13	Transformation der Messwerte des 3D-Positionsgebers	106
5.14	Darstellung der Kriterien zur Quantifizierung des Saltationseffekts . .	110
5.15	Auswertung der fMRT-Daten	115
6.1	Vorstudie 1: Experimenteller Aufbau	118
6.2	Vorstudie 1: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	120
7.1	Vorstudie 2: Experimenteller Aufbau	127
7.2	Vorstudie 2.1: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	129
7.3	Vorstudie 2.2: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	130
8.1	Hauptstudie 1: Experimenteller Aufbau	138
8.2	Hauptstudie 1: Fehllokalisation bei einzelnen Reizen	141
8.3	Hauptstudie 1: Effekt der Reizposition auf die Lokalisation von S1 bei Reizmuster Kontrolle	143
8.4	Hauptstudie 1: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	145
9.1	Hauptstudie 2: Experimentelle Aufbauten	163
9.2	Hauptstudie 2: Längerfristiger Effekt auf die Lokalisation einzelner Reize (Block)	166
9.3	Hauptstudie 2: Effekt der Reizposition auf die Lokalisation einzelner Reize	167
9.4	Hauptstudie 2: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“	168
9.5	Hauptstudie 2: Mittelfristiger Effekt auf die Lokalisation beim „reduced rabbit“ (NR)	169
9.6	Hauptstudie 2: Geschätzte Effekte des Intervalls SOA beim „reduced rabbit“	170
9.7	Hauptstudie 2: Geschätzte Effekte der Position in der Reizsequenz (NR) beim „reduced rabbit“	170
9.8	Hauptstudie 2: Vergleich der geschätzten und der tatsächlichen Loka- lisationswerte beim „reduced rabbit“	172
9.9	Hauptstudie 2: Längerfristiger Effekt auf die Lokalisation beim „re- duced rabbit“ (Block)	172
9.10	Hauptstudie 2: Gruppenvergleich der Lokalisation der Reize beim „re- duced rabbit“	175
9.11	Hauptstudie 2: Lokalisation der Reize beim „utterly reduced rabbit“ .	177

9.12	Hauptstudie 2: Mittelfristiger Effekt auf die Lokalisation beim „utterly reduced rabbit“ (NR)	178
9.13	Hauptstudie 2: Geschätzte Effekte des Intervalls SOA beim „utterly reduced rabbit“	179
9.14	Hauptstudie 2: Geschätzte Effekte der Position in der Reizsequenz (NR) beim „utterly reduced rabbit“	179
9.15	Hauptstudie 2: Vergleich der geschätzten und der tatsächlichen Lokalisationswerte beim „reduced rabbit“	180
9.16	Hauptstudie 2: Längerfristiger Effekt auf die Lokalisation beim „utterly reduced rabbit“	181
9.17	Hauptstudie 2: Gruppenvergleich der Lokalisation beim „utterly reduced rabbit“	183
9.18	Hauptstudie 2: Vergleich der Saltationskennlinien beim „reduced“ und „utterly reduced rabbit“	185
9.19	Hauptstudie 2: Vergleich der geschätzten Effekte von Intervall (SOA) beim „reduced“ und „utterly reduced rabbit“	186
9.20	Hauptstudie 2: Vergleich der geschätzten Effekte der Position in der Reizsequenz (NR) beim „reduced“ und „utterly reduced rabbit“ . . .	186
10.1	Hauptstudie 3: Experimenteller Aufbau	203
10.2	Hauptstudie 3: Abfolge der experimentellen Prozeduren	206
10.3	Teilstudie 3 (Proband 2): Ergebnisse der fMRT	210
10.4	Teilstudie 3 (Proband 4): Ergebnisse der fMRT	211
A.1	Hauptstudie 3: Fragebogen zur Abfrage der Schätzurteile	263
B.1	Vorstudie 1: Einfluss der Abfolgebedingung auf die Lokalisation beim „reduced rabbit“	273
B.2	Vorstudie 1 (Proband 1): Lokalisation beim „reduced rabbit“	275
B.3	Vorstudie 1 (Proband 2): Lokalisation beim „reduced rabbit“	275
B.4	Vorstudie 1 (Proband 3): Lokalisation beim „reduced rabbit“	276
B.5	Vorstudie 1 (Proband 4): Lokalisation beim „reduced rabbit“	276
B.6	Vorstudie 2.1 (Proband 1): Lokalisation beim „reduced rabbit“	279
B.7	Vorstudie 2.1 (Proband 6): Lokalisation beim „reduced rabbit“	279
B.8	Vorstudie 2.2 (Proband 8): Lokalisation beim „reduced rabbit“	281
B.9	Vorstudie 2.2 (Proband 9): Lokalisation beim „reduced rabbit“	281
B.10	Vorstudie 2.2 (Proband 10): Lokalisation beim „reduced rabbit“	282
B.11	Vorstudie 2.2 (Proband 11): Lokalisation beim „reduced rabbit“	282
B.12	Hauptstudie 1: Individuelle Kennlinien beim „reduced rabbit“	289
B.13	Hauptstudie 2: Gruppenvergleich der Lokalisation einzelner Reize	292
B.14	Hauptstudie 2: Effekt der Messwiederholungen (Block) auf die Lokalisation beim „reduced rabbit“	295
B.15	Hauptstudie 2: Vergleich der absoluten und relativen Schätzwerte beim „reduced rabbit“	296

B.16 Hauptstudie 2: Effekt der Messwiederholungen (Block) auf die Lokalisation beim „utterly reduced rabbit“	298
B.17 Teilstudie 3 (Proband 1): Ergebnisse der fMRT	303
B.18 Teilstudie 3 (Proband 3.1): Ergebnisse der fMRT	304
B.19 Teilstudie 3 (Proband 3.2): Ergebnisse der fMRT	305

Abkürzungsverzeichnis

3D	Dreidimensional
Abb.	Abbildung
BA	Brodman-Areal
BOLD-Effekt	Blood-Oxygenation-Level-Dependent-(contrast)-effect
bzw.	beziehungsweise
ca.	zirka
D	Distanz
d. h.	das heißt
Δ	Differenz
ΔS	Differenz zwischen der geschätzten und der physikalischen Position (L) von Stimulus (S)
D[phys.]	physikalische Distanz
DS	Reizmuster: zwei Reize am gleichen Reizort (double stimuli)
D[subj.]	subjektiv wahrgenommene Distanz
EEG	Elektroenzephalogramm
EPI	Echo-Planar-Imaging
et al.	et alii
etc.	et cetera
evtl.	eventuell
f.	folgende (Seite)
FA-Afferenz	Fast adapting afference; schnell adaptierende Afferenz
FAI	Fast adapting afference; schnell adaptierende Afferenz mit kleinem rezeptiven Feld
FAII	Fast adapting afference; schnell adaptierende Afferenz mit großem rezeptiven Feld
ff.	folgende (Seiten)
fMRT	funktionelle Magnetresonanztomographie
FWHM	Full-Width Half-Maximum
ISI	Interstimulusintervall; Intervall vom Ende eines Reizes bis zum Beginn des nachfolgenden Reizes
K	Reizmuster: Kontrolle
Kap.	Kapitel
L	Locus, physikalischer Reizort
M	Mittelwert
MEG	Magnetenzephalographie

Abkürzungsverzeichnis

MMA	Mixed-Model-Analyse
MPRAGE	Magnetization-Prepared-Rapid-Gradient-Echo
MRT	Magnetresonanztomographie
N	Anzahl der Beobachtungen
n	Stichprobengröße
N _{Ges}	Anzahl der Beobachtungen innerhalb der Stichprobe
N _{Pb}	Anzahl der Beobachtungen pro Proband (Pb)
NR	Experimentalfaktor: Position in der Trialsequenz
PET	Positronen-Emissions-Tomographie
RF	Rezeptives Feld
ROI	Region of interest; die fMRT-Analyse wird auf die interessierende Region begrenzt
RR	Reizmuster: „reduced rabbit“
S	Stimulus
S.	Seite
s.	siehe
SA-Afferenz	slowly adapting afference; langsam adaptierende Afferenz
SAI	slowly adapting afference; langsam adaptierende Afferenz mit kleinem rezeptivem Feld
SAII	slowly adapting afference; langsam adaptierende Afferenz mit großem rezeptivem Feld
SD	Standardabweichung
SI	primärer somatosensorischer Kortex
SII	sekundärer somatosensorischer Kortex
SOA	Stimulus-Onset-Asynchrony; Intervall vom Beginn eines Reizes bis zum Beginn des nachfolgenden Reizes
SOA S0–S1	Stimulus-Onset-Asynchrony-Intervall zwischen dem Ankündigungsreiz S0 und Stimulus S1
SOA S1–S2	Experimentalfaktor: Stimulus-Onset-Asynchrony-Intervall zwischen Stimulus S1 und S2
SS	Reizmuster: einzelne Reize (single stimulus)
Tab.	Tabelle
TE	„echo time“ Echozeit
TH	Thickness, Dicke eines Schnittes
TR	Time to repeat; Zeit vom ersten Schnitt eines Volumens bis zum ersten Schnitt des nachfolgenden Volumens
URR	Reizmuster: „utterly reduced rabbit“
vgl.	vergleiche
z. B.	zum Beispiel
z. T.	zum Teil
zit.	zitiert

Maßeinheiten

cm	Zentimeter
----	------------

gr	Gramm
m	Meter
mm	Millimeter
ms	Millisekunde
N	Newton
s	Sekunde
T	Tesla

1 Die Bedeutung taktiler Illusionen für die Neurowissenschaften

Die Untersuchung der taktilen Wahrnehmung hat eine lange Tradition, angefangen bei Weber (1834), der mit seiner Veröffentlichung „De pulsu, resorptione, auditu et tactu“ eine der ersten systematischen Untersuchungen des Hautsinns veröffentlichte. Dennoch wurde bisher den taktilen Illusionen weniger Aufmerksamkeit geschenkt als z. B. den visuellen Illusionen (Heller, 1991).

Einen ersten Bericht über eine taktile Illusion, bei der die wahrgenommene Anordnung von Reizen auf der Körperoberfläche durch zeitliche Aspekte der Stimulation verändert wird, stellte Gelb bereits 1914 in einem Bericht auf dem Kongress für experimentelle Psychologie dar. Bei dieser taktilen Illusion, später von Helson und King (1931) als „Tau“ bezeichnet, ist die Schätzung von Distanzen zwischen drei äquidistanten taktilen Reizen jeweils von den Zeitintervallen zwischen diesen abhängig (s. Kap. 3.2). Im gleichen Zeitraum finden sich Berichte über das Phänomen der Scheinbewegung in der taktilen Wahrnehmung (Scholz, 1924). Bei diesem Phänomen wird eine illusionäre Bewegung zwischen zwei räumlich getrennten Reizen, die mit einem kurzen Zeitintervall aufeinander folgen, wahrgenommen (s. Kap. 3.3.2). Von Békésy (1967, S. 91ff.) wies eine taktile Illusion nach, bei der zwei räumlich getrennte alternierende Vibrationsreize in der Wahrnehmung zu einem einzigen Perzept integriert werden und der wahrgenommene Reiz in Abhängigkeit von der Frequenz, der Reizintensität und dem Interstimulusintervall (ISI) fehllokalisiert wird (s. Kap. 3.3.1). Geldard und Sherrick (1972) beschreiben als erste das Saltationsphänomen (s. Kap. 3.1), bei dem die Position eines Reizes aufgrund der zeitlichen Nähe zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Reiz fehllokalisiert wird.

Diese Illusionen treten in verschiedenen Sinnessystemen unter ähnlichen Bedingungen auf (Geldard, 1975, S. 81ff.; Lockhead, Johnson & Gold, 1980; Shore, Hall & Klein, 1998). Bei allen wird aufgrund der zeitlichen Reizabfolge die räumliche Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche verändert. Daher liegt der Schluss

nahe, dass es sich hierbei um ein allgemeines Verarbeitungsprinzip spatiotemporaler Reizmuster – zeitlich assoziierter räumlich getrennter Reize – handelt.

Kortikale Verarbeitung spatiotemporaler Reizmuster Der Einfluss der zeitlichen Abfolge auf die Lokalisation von Reizen ist ein perzeptives Korrelat der kortikalen Verarbeitung spatiotemporaler Reizmuster (s. Abb. 1.1). Werden zwei Reize zeitlich eng beieinander vorgegeben, wird diese Beziehung in der zerebralen Repräsentation der Körperoberfläche durch eine geringere Distanz zwischen den beiden Repräsentationsarealen reflektiert (Wiemer, Spengler, Joublin, Stagge & Wacquant, 2000). Die Topographie der zerebralen Repräsentation wird durch die zeitliche Abfolge der Reize dynamisch moduliert. Solche dynamischen Modelle lösen derzeit das alte statische Modell der Körperrepräsentation im primären somatosensorischen Kortex (SI) – Penfields Homunkulus (Penfield & Rasmussen, 1950; s. Abb. 1.1, Mitte) – ab. Neurobiologische Studien sprechen für diese Adaptivität der zerebralen Körperkarte, wobei die zeitliche Abfolge der Stimulation eine wichtige Rolle spielt (Wang, Merzenich, Sameshima & Jenkins, 1995; s. Kap. 2.1.4). Bei repetitiver Stimulation resultiert aus dem zunächst dynamischen adaptiven Prozess eine überdauernde Veränderung der kortikalen Karte. Beispielsweise können die kortikalen Repräsentationsareale zweier benachbarter Finger aufgrund zeitlich assoziierter Reizung miteinander verschmelzen, so dass periphere Stimulation des einen oder des anderen Fingers jeweils im gleichen kortikalen Areal Aktivierung auslöst (Clark, Allard, Jenkins & Merzenich, 1988). Die zeitliche Abfolge der Stimulation wird im Kortex in räumliche Information transformiert, wodurch die Zusammengehörigkeit der Reize unterstrichen wird.

Bedeutung neuronaler Plastizität bei verschiedenen Störungen Dieses Prinzip der Verarbeitung spatiotemporaler Information stellt die Grundlage eines sinnvollen Lernprozesses dar (Wiemer et al., 2000), der allerdings auch dysfunktionale Folgen haben kann. Beispielsweise ist ein solcher Lernprozess möglicherweise in den Fällen beteiligt, in denen Musiker an Fokaler Dystonie erkranken. Bei diesem Syndrom treten in einzelnen Muskelgruppen, bei Pianisten gewöhnlich in den Händen, unwillkürliche meist über mehrere Sekunden dauernde tonische Kontraktionen auf. Zieht man in Betracht, dass Pianisten häufig wiederkehrende schnelle Abfolgen bestimmter Fingerbewegungen trainieren, finden sich bei ihnen durchaus die Voraussetzungen für einen neuronalen plastischen Lernprozess, bei dem die Repräsentati-

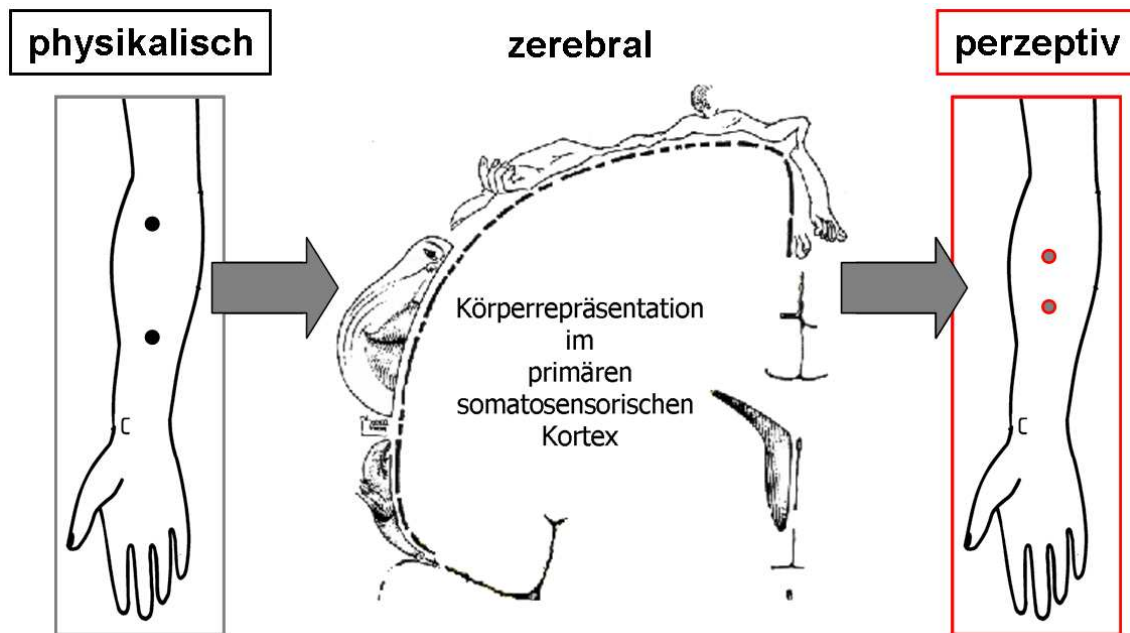


Abbildung 1.1: Repräsentation taktiler Reize. Die physikalischen Reizgegebenheiten unterliegen einer Modifikation durch die Verarbeitungsmechanismen des physiologischen Systems. Die Modifikation ist abhängig von den Übertragungseigenschaften des Systems, die aus einem Vergleich der physikalischen Reizgegebenheiten mit der perzeptiven Repräsentation dieser erschlossen werden können. Mittlere Figur der Abbildung modifiziert nach *The cerebral cortex of man: a clinical study of localization of function* (S. 44) von W Penfield & T Rassmussen, 1950, New York: Macmillan.

onsareale einzelner Finger im somatosensorischen wie auch im motorischen Kortex miteinander verschmelzen (Blake et al., 2002; Elbert et al., 1998; Lim, Altenmüller & Bradshaw, 2001).

Die Veränderlichkeit der Körperrepräsentation ist vermutlich die Ursache sehr unterschiedlicher Körperwahrnehmungsstörungen. Die Bedeutung neuronaler Plastizität ist bereits etabliert im Bereich von Phantomschmerzen und chronischen Schmerzen (Elbert et al., 1997; Flor, Braun, Elbert & Birbaumer, 1997; Flor, Denke, Schäfer & Grüsser, 2001; Flor & Elbert, 1998). Bei Patienten mit chronischen Rückenschmerzen wiesen Flor et al. (1997) beispielsweise eine Ausdehnung des betroffenen Areals in SI nach. Weitere Bereiche, in denen neuronale Plastizität zunehmend an Bedeutung gewinnen, sind funktionelle Störungen des Magen-Darmbereichs, bei denen somatoviszzerale Interaktion angenommen wird. Auch bei Somatisierungsstörungen und den klassischen Konversionsphänomenen (dissoziative Störungen der Empfindung oder der Sensibilität) könnten dynamische Veränderungen der zerebralen Repräsentation des Körpers eine Rolle spielen.

Taktile Illusionen als Modell zur Untersuchung plastischer Prozesse In den taktilen Illusionen spiegelt sich diese Adaptivität der Körperwahrnehmung bzw. der Körperrepräsentation wider. Sie können dazu dienen, eine taktile Karte und deren Adaptivität im Wahrnehmungsraum und in der zerebralen Repräsentation abzubilden. Anhand der Untersuchung dieser Phänomene kann die Übertragungsfunktion spatiotemporaler Information im somatosensorischen System untersucht und Informationen über die neuronalen Verarbeitungsmechanismen erschlossen werden. Die Illusionen können als Modell zur Untersuchung plastischer Prozesse verwendet werden. Zusätzliche Einflussfaktoren wie z. B. Aufmerksamkeit und Lernen können identifiziert und ihre Wirkung quantifiziert werden.

Inhalt der vorliegenden Arbeit Inhalt der vorliegenden Arbeit ist die vergleichende Untersuchung der Repräsentation spatialer und spatiotemporaler Reizmuster in der taktilen Wahrnehmung und der zerebralen Repräsentation. In den ersten beiden Studien steht zunächst der Aufbau und die Prüfung der Experimentierumgebung zur Herstellung spatialer und spatiotemporaler taktiler Reizmuster im Vordergrund (Kap. 6 und 7, Vorstudien 1 und 2). Überprüft wird, ob mit dem vorliegenden Reizgerät die Ergebnisse von Geldard und Sherrick (1972) zur taktilen Saltation repliziert werden können. In den folgenden Studien wird ein Vergleich der spatialen und spatiotemporalen Kartierung der Körperoberfläche in der Wahrnehmung (Kap. 8 u. 9, Hauptstudien 1 und 2) vorgenommen. In Hauptstudie 2 (Kap. 9) steht dabei insbesondere die Veränderlichkeit der taktilen Karte aufgrund repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern im Vordergrund. Im letzten Teil dieser Arbeit (Kap. 10, Hauptstudie 3) wird die zerebrale Repräsentation des Saltationsphänomens mit dem Verfahren der fMRT in SI untersucht.

2 Verarbeitung taktiler Information

2.1 Physiologie: Zentrale Verarbeitung

2.1.1 Spinale Reizweiterleitung

Die ersten Neurone der somatosensiblen Afferenzen aus dem Körper¹ liegen in den Hinterwurzelganglien, wobei jedem Rückenmarkssegment eine bestimmte Körperregion zugeordnet ist (s. Abb. 2.1; Martin & Jessell, 1991) .

Die zentralen Projektionen der mechanozeptiven Afferenzen können im Rückenmark zwei unterschiedliche Wege nehmen. Der größte Teil der Afferenzen wird direkt im Hinterstrang zum Hirnstamm weitergeleitet. Der andere Teil wird im Rückenmark auf ein zweites Neuron verschaltet und zusammen mit nozizeptiven Afferenzen ebenfalls zum Hirnstamm weitergeleitet (s. Abb. 2.2; Martin & Jessell, 1991). Bei der Reizweiterleitung bleibt die spezifische Information der unterschiedlichen Afferenztypen² erhalten, da diese im Rückenmark nicht vermischt werden (Martin & Jessell, 1991). Auch die somatotopische Gliederung der Afferenzen bleibt erhalten (Zilles & Rehkämper, 1994). Benachbarten Gebieten in der Peripherie entsprechen im Rückenmark benachbarte Afferenzen.

2.1.2 Zentrale Reizweiterleitung

Die sensiblen Afferenzen des Hinterstrangs und des Vorderseitenstrangs verlaufen von der Medulla oblongata zum Nucleus ventralis posterolateralis des Thalamus (Zilles & Rehkämper, 1994). Vom Thalamus aus werden die Fasern zum primären

¹Die somatosensiblen Afferenzen aus dem Gesicht werden über die Hirnnerven zentralwärts weitergeleitet.

²Aufgrund der adaptiven Charakteristik und der Größe der rezeptiven Felder werden vier Typen unterschieden: Langsam adaptierende Afferenzen mit kleinem (SAI) und mit großem rezeptivem Feld (SAII); Schnell adaptierende Afferenzen mit kleinem (FAI) und großem rezeptivem Feld (FAII; s. ausführlich in Cholewiak & Collins, 1991).

2 Verarbeitung taktiler Information

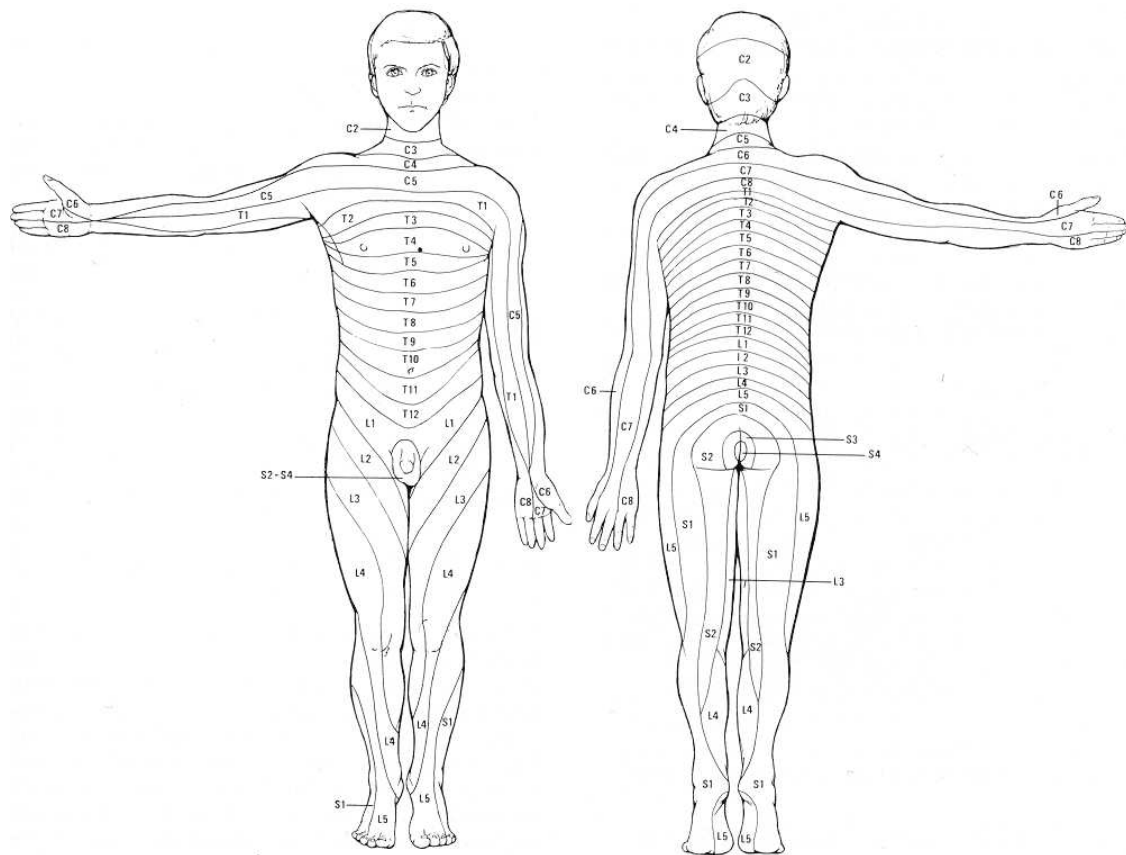


Abbildung 2.1: Zuordnung der Körperoberfläche zu den Rückenmarkssegmenten. Jedes Dermatom ist einem Wirbel des Rückenmarks zugeordnet: c markiert den Bereich der zervikalen Wirbel, t den der thorakalen, l den der lumbalen Wirbel und s den der Sakralwirbel. Aus JH Martin & TM Jessell, *Anatomy of the Somatic Sensory System* (S. 355) in ER Kandel, JH Schwartz, TM Jessell (Eds.), *Principles of neural science*, 1991, Norwalk: Appleton & Lang. Wiedergabe mit Genehmigung der McGraw-Hill Companies.

und sekundären somatosensorischen Kortex (SI, SII) im Gyrus postcentralis weiterverschaltet (Martin & Jessell, 1991; Trepel, 1995).

SI besteht aus den vier funktional differenzierbaren Brodmann-Arealen (BA) 1, 2, 3a und 3b. Lateral zu SI liegt SII (s. Abb. 2.3). SII erhält Projektionen aus SI und dem Thalamus (Turman, Morley & Rowe, 1998) und projiziert wiederum in die Areale von SI und in die Capsula interna. Posterior von SI liegt der posteriore Parietallappen, der aus den Arealen 5 und 7 besteht (Martin & Jessell, 1991).

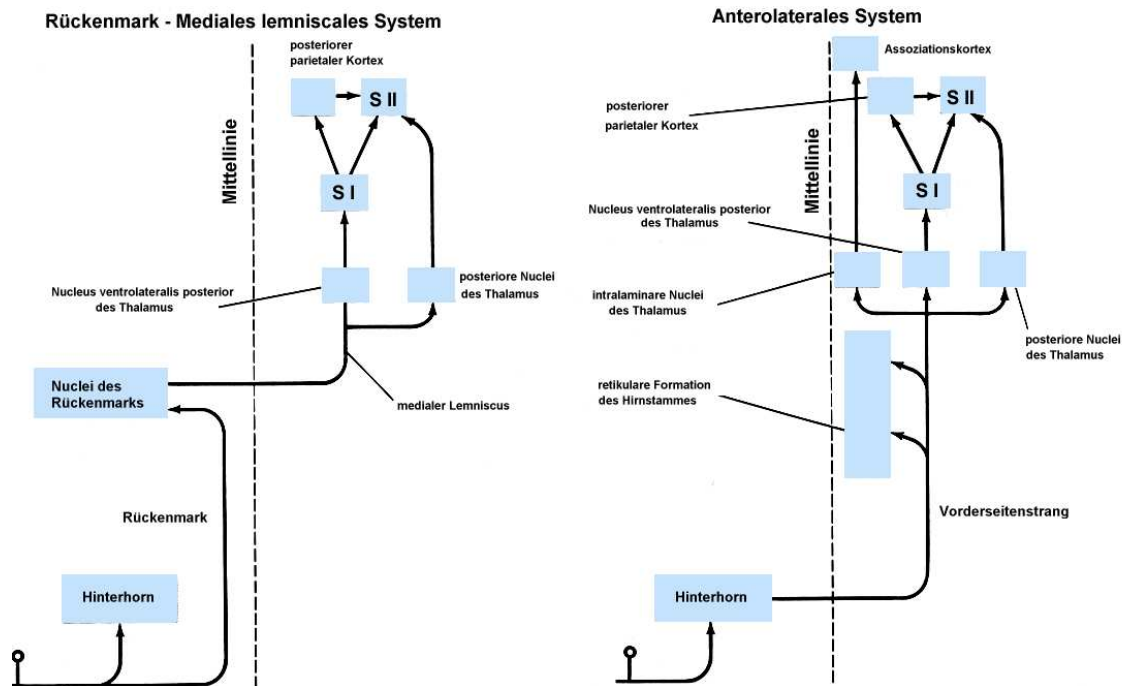


Abbildung 2.2: Verlauf der somatosensorischen Afferenzen. Schematisch dargestellt ist der Verlauf der mechanozeptiven Afferenzen im Hinterstrang (links) und im Vorderseitenstrang (rechts) von der Peripherie bis zum primären (SI) und sekundären somatosensorischen Kortex (SII). Nach JH Martin & TM Jessell, *Anatomy of the Somatic Sensory System* (S. 359) in ER Kandel, JH Schwartz, TM Jessell (Eds.), *Principles of neural science*, 1991, Norwalk: Appleton & Lang. Wiedergabe mit Genehmigung der McGraw-Hill Companies.

2.1.3 Zentrale Repräsentation

Relaisstationen

Die kortikale Repräsentation der Rezeptoraktivität wird durch die Verarbeitung in den verschiedenen Relaisstationen beeinflusst, in denen die sensorischen Afferenzen auf nachfolgende Neurone umgeschaltet werden. Beim somatosensorischen System befinden sich diese Stationen im Rückenmark, den Hinterstrangkernen und dem Thalamus. Die Verschaltung der Afferenzen folgt den Verarbeitungsprinzipien der Divergenz und Konvergenz (Kandel & Jessell, 1991). Die Spezifität der sensorischen Information bleibt erhalten, indem die Relaisneurone jeweils nur durch Afferenzen einer Klasse erregt werden. Die Weiterleitung der Information wird moduliert durch verschiedene Arten der Hemmung: Vorwärts-, Rückwärts- bzw. laterale Hemmung und distale Hemmung. Bei der lateralen Hemmung werden bei Aktivierung eines Neurons benachbarte Neurone über Kollaterale und inhibitorische Interneurone gehemmt (s. Abb. 2.4). Dies führt zu einer Kontrastverschärfung (Kandel & Jessell,

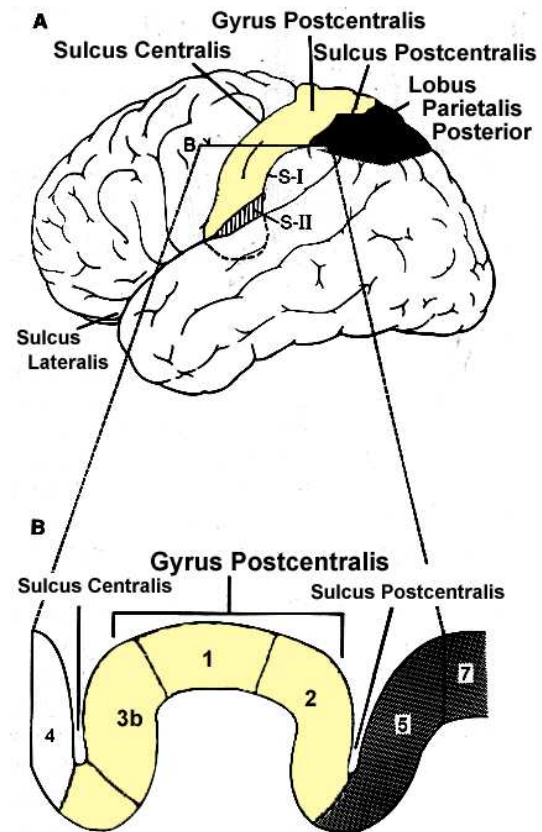


Abbildung 2.3: Somatosensorischer Kortex. **A** Darstellung der Lokalisation der Areale auf der Kortexoberfläche, die an der Verarbeitung somatosensorischer Information beteiligt sind. **B** Lage der Brodmann-Areale 1, 2, 3a, b, 5 und 7. Nach JH Martin & TM Jessell, Anatomy of the Somatic Sensory System (S. 364) in ER Kandel, JH Schwartz, TM Jessel (Eds.), *Principles of neural science*, 1991, Norwalk: Appleton & Lang. Wiedergabe mit Genehmigung der McGraw-Hill Companies.

1991). Von Békésy (1964, 1967) untersuchte diese Hemmungserscheinungen in der Wahrnehmung. Er stellte bei der Untersuchung der Zweipunktschwelle fest, dass ab einem bestimmten Abstand zwischen zwei Reizen, wenn diese gerade eben diskriminiert werden können, die Intensität zweier Druckempfindungen zusammen als schwächer wahrgenommen wird als die eines einzelnen Reizes (von Békésy, 1967, S. 40ff.). Er erklärte dies damit, dass jeder Reiz dann jeweils in das den anderen Reiz umgebende Hemmgebiet fällt. Nach von Békésy (1964) können sich zwei gleichzeitig applizierte Reize bei einem bestimmten Abstand gegenseitig so stark hemmen, dass keine Wahrnehmung resultiert (s. auch Kap. 3.3.1, S. 52).

Rezeptive Felder

Das Prinzip der rezeptiven Felder (RF) bleibt auf allen Verarbeitungsstationen erhalten. Der Rezeptor selbst und seine Neurone in den Hinterstrangkernen, dem Thalamus und in SI reagieren nur bei Stimulation eines bestimmten peripheren Hautareals, des RF. Das periphere Hautareal, auf dessen Stimulation ein kortikales Neuron reagiert, ist deutlich größer als das eines Rezeptors (Gardner, Palmer, Hämäläinen

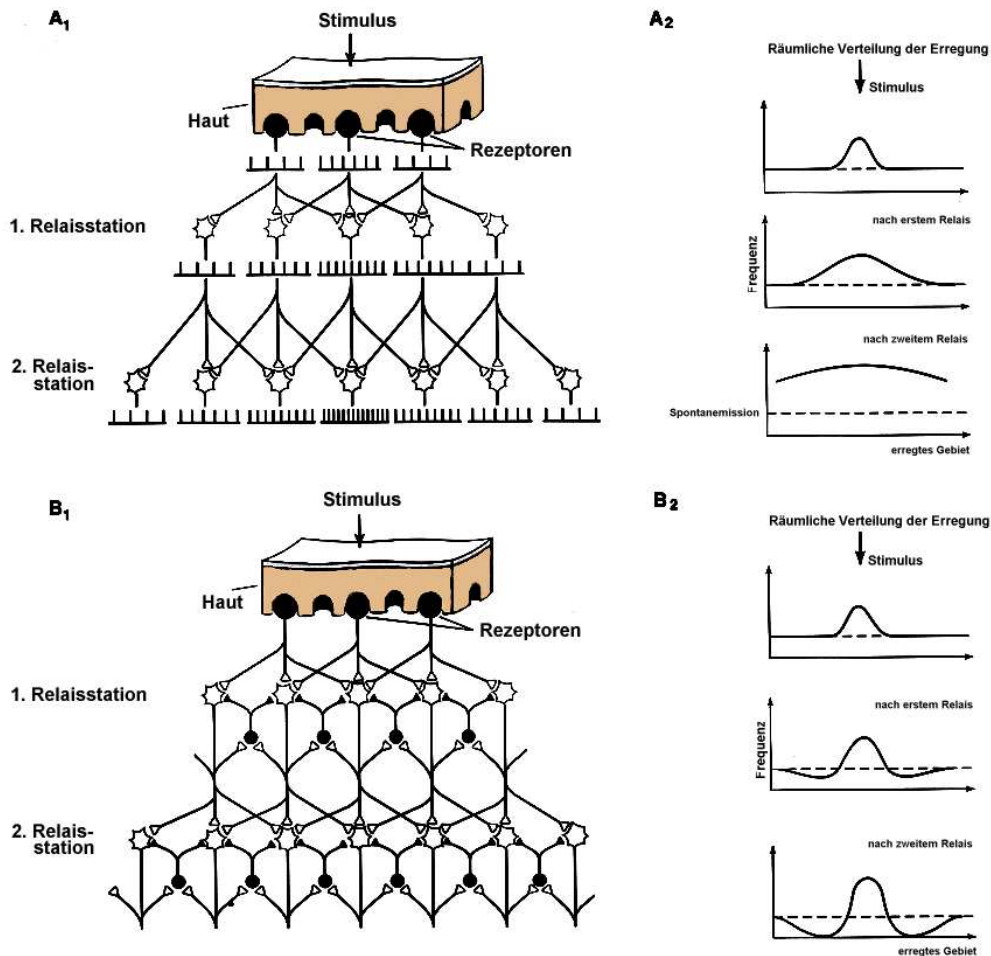


Abbildung 2.4: Effekt von Inhibition an somatosensorischen Relaisstationen. **A** Dargestellt ist die räumliche Ausbreitung der Aktivierung bei Weiterleitung der sensorischen Information ohne Hemmung. **B** Räumliche Ausbreitung der Aktivierung bei lateraler Hemmung. Deutlich wird die kontrastverschärfende Wirkung der Hemmung. Nach ER Kandel & TM Jessell, Touch (S. 376) in ER Kandel, JH Schwartz, TM Jessell (Eds.), *Principles of neural science*, 1991, Norwalk: Appleton & Lang. Wiedergabe mit Genehmigung der McGraw-Hill Companies.

& Warren, 1992).

In der Peripherie benachbarte RF haben eine benachbarte Repräsentation in SI. Die Größe des kortikalen Repräsentationsareals eines Körperteils in SI wird beeinflusst durch die Dichte der mechanozeptiven Rezeptoren und die Größe der RF in der Peripherie, so dass in SI eine Karte des Körpers resultiert, die nicht mehr mit den Größenverhältnissen der Peripherie übereinstimmt (kortikale Magnifizierung; s. Abb. 1.1, Kap. 1, S. 3).

Die Ausdehnung der RF ist keine feste Größe, sondern passt sich dynamisch den Reizgegebenheiten an. Bei hoher Reizintensität ist die Ausdehnung eines RF größer

als bei geringer Reizintensität (Greenspan & Bolanowski, 1996). Die übungsabhängige Verbesserung der Zweipunktschwelle gibt ebenfalls Hinweise auf eine Veränderlichkeit der RF (Johnson, Van Boven & Hsiao, 1994; s. Kap. 2.2.1, S. 19). Veränderlichkeit bedeutet, dass im Kortex mehr oder weniger Neurone auf Stimulation des gleichen Hautareals reagieren und somit die Topographie der zerebralen Repräsentation der Körperoberfläche veränderbar ist.

Submodalitäten

In BA1, 2, 3a und 3b findet sich jeweils eine unabhängige und fast komplette Repräsentation der Körperoberfläche (Kaas, Nelson, Sur, Lin & Merzenich, 1979), wobei in den vier Arealen jeweils eine Submodalität dominiert.

Die Neurone in Areal 3b werden hauptsächlich von Afferenzen der Haut mit kleinen RF ($1\text{--}2\text{ mm}^2$) aktiviert. Dadurch entsteht in BA3b im Aktivitätsmuster der Neurone ein relativ scharfes, räumlich hoch aufgelöstes Bild des Reizes (Kandel & Jessell, 1991). Neurone in BA1 werden hauptsächlich von Afferenzen mit großen RF, die z. B. ein oder zwei Segmente eines Fingers überspannen, versorgt. Die Neurone in Areal 3a und 2 werden nicht nur von Hautrezeptoren innerviert, sondern erhalten auch Projektionen von Muskeldehnungsrezeptoren und Rezeptoren der Gelenke (Kaas, 1983). Deutlich wird aus dieser Aufstellung, dass die vier verschiedenen Karten der Körperoberfläche in SI funktionell unterschiedliche Aufgaben haben.

Auch in SII findet sich eine somatotopisch gegliederte Repräsentation der Körperoberfläche und eine Untergliederung nach Submodalitäten, die allerdings grober ist als die in SI (Disbrow, Roberts & Krubitzer, 2000; Ruben et al., 2001). Im posterioren Parietallappen wird die somatosensorische Information mit der aus anderen Sinnen und motorischer Information integriert. Hier entsteht ein Gesamtbild des Körpers (Kandel & Jessell, 1991).

2.1.4 Plastizität im somatosensorischen Kortex

Die topographische Anordnung der Repräsentation der Körperoberfläche in SI ist seit den elektrophysiologischen Studien des Gehirns von Penfield und Rasmussen (1950) bekannt (s. Abb. 1.1, Kap. 1, S. 3). Wie schon erwähnt (vgl. Kap. 1, S. 1), wird das statische Modell, in welchem peripheren Arealen im Kortex festumgrenzte unveränderliche Areale zugeschrieben werden, derzeit abgelöst von einem Modell, in dem von einer Veränderlichkeit der Topographie in SI ausgegangen wird.

Aufgrund verschiedener Studien verdichteten sich in den letzten 30 Jahren Hinweise auf neuronale Plastizität auch im erwachsenen Gehirn. Merzenich und seine Kollegen (1984) zeigten im Tierversuch mit Affen, dass nach Amputation eines einzelnen Fingers dessen kortikales Areal nach 2–9 Monaten durch Reize aus den benachbarten Fingern und der Handfläche aktiviert wird. Die benachbarten Areale dehnen sich in das vormals durch Afferenzen aus dem amputierten Finger innervierte Areal hinein aus. Pons et al. (1991) fanden ebenfalls im Tierversuch nach Amputation der oberen Gliedmaßen eine Ausdehnung des benachbarten Gesichtsareals in das Areal der oberen Gliedmaßen.

Beim Menschen wurde diese Form der Reorganisation nach Amputation zum ersten Mal von Yang et al. (1994) nachgewiesen. Mit einem bildgebenden Verfahren – der Magnetenzephalographie (MEG) – untersuchten sie das Gehirn zweier Probanden, die von einer Amputation der oberen Gliedmaßen betroffen waren. Das vormals von dem amputierten Gliedmaß innervierte Areal in SI wird bei diesen Probanden nun durch taktile Stimulation von Arealen im Gesicht aktiviert. Die Verschiebung des Gesichtsareals in SI beträgt ungefähr 35–40 mm. Ein Ergebnis, welches weitere Studien mit anderen Patienten bestätigen (Elbert & Flor, 1999; Flor & Elbert, 1998).

Übungsabhängige Veränderungen

Im Verlauf der Erforschung der Veränderlichkeit kortikaler Repräsentationen zeigte sich, dass Plastizität nicht nur nach strukturellen Veränderungen des Körpers, z. B. nach Amputationen, auftritt. Studien zu übungsabhängiger oder kompensatorischer Plastizität deuten auf eine Abhängigkeit der kortikalen Repräsentation von den sensorischen Einflüssen aus der Peripherie hin (Elbert, Pantev, Wienbruch, Rockstroh & Taub, 1995; Rauschecker, 1995). Blinde, die Brailleschrift lesen, haben eine vergrößerte Repräsentation des Lesefingers in SI (Rauschecker, 1995). Clark et al. (1988) zeigten im Tierversuch bei operativ induzierter Syndaktilie (Verbindung zweier Finger) ein Verschmelzen der vormals für beide Finger getrennten Repräsentationsareale in SI. Aufgrund der Syndaktilie werden beide Finger gleichzeitig stimuliert. Die Veränderung der kortikalen Areale wird durch die zeitliche Assoziation der sensorischen Einflüsse induziert.

Schon einfache repetitive zeitlich assoziierte Stimulation zweier benachbarter Areale kann zur Fusion dieser Areale führen, die auf perzeptiver Seite eine verbesserte diskriminative Leistung bewirkt (Joubin, Spengler, Wacquant & Dinse, 1996; Ple-

ger et al., 2001). Gleichzeitig gibt es Hinweise darauf, dass die Fusion zu einer Verschlechterung der Lokalisationsleistung führt (Sterr et al., 1998). Dieser Prozess ist demnach für die Diskriminationsleistung (Zweipunktschwelle) vorteilhaft, während die Fähigkeit zur Bestimmung der Reizposition auf der Haut durch diesen vermindert wird (Pleger et al., 2001).

Der Zusammenhang zwischen der Ausdehnung der Repräsentationsareale im Kortex und der Wahrnehmung der Ausdehnung der entsprechenden Körperareale ist allerdings unklar (Calford, Clarey & Tweedale, 1998). Studien, in denen durch Betäubung von Hautarealen kurzfristig eine veränderte Repräsentation benachbarter Körperareale im Kortex hervorgerufen wurde, kommen zu keinen eindeutigen Ergebnissen. Das betäubte Areal selbst kann vergrößert wahrgenommen werden. Benachbarte Regionen können ebenfalls vergrößert oder auch verkleinert wahrgenommen werden (Calford et al., 1998).

Veränderungen der wahrgenommenen Ausdehnung der Körperoberfläche werden auch durch höhere kortikale Verarbeitungszentren induziert. Nach Brugger, Regard und Landis (1997) treten solche Fehlwahrnehmungen ebenso nach Schädigungen posterior parietaler Kortexregionen auf.

Aufmerksamkeit

Studien zum Einfluss von Aufmerksamkeit auf die Topographie kortikaler Felder deuten darauf hin, dass die Topographie sensorischer Karten in bestimmten Grenzen auch dynamisch adaptiert (Gilbert, 1998). Bei taktiler Stimulation der Finger ist die kortikale Repräsentation der Distanz zwischen dem kleinen und dem Zeigefinger größer, wenn der Proband seine Aufmerksamkeit auf einen einzelnen Finger richtet, als wenn die Aufmerksamkeit auf die ganze Hand gerichtet ist (Braun, Haug, Wiech & Birbaumer, 2001). Unklar bleibt bei dieser Studie, ob mit der veränderten kortikalen Repräsentation der Hand auch eine veränderte wahrgenommene räumliche Ausdehnung der Hand einhergeht. Auf der Grundlage solcher Befunde wird die Rolle von Aufmerksamkeitsprozessen bei der Entwicklung und Therapie von Somatisierungs- und Schmerzstörungen deutlich. Fokussierung der Aufmerksamkeit auf das Störungsgeschehen kann eine veränderte kortikale Repräsentation des betroffenen Körperteils zur Folge haben.

2.1.5 Dynamisches neuronales Netzwerkmodell

Die Veränderlichkeit der kortikalen Karten wird auf selbstorganisierende Prozesse zurückgeführt, die zu einem Gleichgewicht führen, das auf der Statistik der im Kortex ankommenden Stimuli basiert (Wiemer et al., 2000, S. 174). Wiemer und seine Kollegen (2000) entwarfen ein dynamisches neuronales Netzwerkmodell, in dem die zeitliche Distanz zwischen zwei Stimuli in eine räumliche Distanz transformiert wird. Auf der Grundlage dieser dynamischen spatiotemporalen Interaktionen und unter Einbeziehung der Hebb'schen Lerngesetze können mittel- und langfristige Veränderungen der Topographie der kortikalen Karte erklärt werden (Montague & Sejnowski, 1994). Mit spatiotemporalen Stimulusprotokollen, bei denen zeitlich eng assoziierte Stimuli repetitiv vorgegeben wurden, wiesen Godde, Spengler und Dinse (1996) mit intrakranialer Ableitung eine Modifikation der kortikalen sensorischen Karte innerhalb von 6–15 Stunden nach. Die kortikalen Repräsentationen der beiden stimulierten Hautareale überlappten sich stärker. Beim Menschen führte die Anwendung des gleichen Stimulusprotokolls nach 2–6 Stunden zu einer verbesserten diskriminativen Leistung, d. h. zu einer niedrigeren Zweipunktschwelle (Joublin et al., 1996).

Nach Wiemer et al. (2000) reflektiert die Metrik der zeitlichen Nähe ankommender Reize deren Zusammengehörigkeit, wobei durch diese zeitbasierte Metrik die kortikale Repräsentation moduliert und verändert wird (S. 174).

Neuronaler Mechanismus Die dynamische Anpassung der kortikalen Karte an den Zeitverlauf der Stimulation wird mit wellenförmigen neuronalen Prozessen erklärt. Im Umkreis des Repräsentationsareals eines Stimulus breitet sich wellenförmig Voraktivierung aus (s. Abb. 2.5). Fällt ein zweiter Stimulus nach einem kurzen ISI (< 200 ms) räumlich in die Nähe der Voraktivierung, verschiebt sich dessen Aktivierungsmaximum in Richtung zum Wellenkamm und dadurch zum ersten Stimulus (s. Abb. 2.5a). Die Repräsentationsareale der beiden Stimuli werden integriert (Wiemer et al., 2000).

Liegt zwischen den beiden Stimuli ein längeres ISI (200–400 ms) hat sich die Voraktivierung über den Ort des zweiten Stimulus hinweg ausgebreitet. Die Verschiebung des Aktivierungsmaximums des zweiten Stimulus in den Wellenkamm der Voraktivierung hinein führt dann zu einer Vergrößerung der repräsentativen Distanz zwischen den beiden aktivierten Arealen (s. Abb. 2.5b). Die beiden Repräsentationsareale werden segregiert.

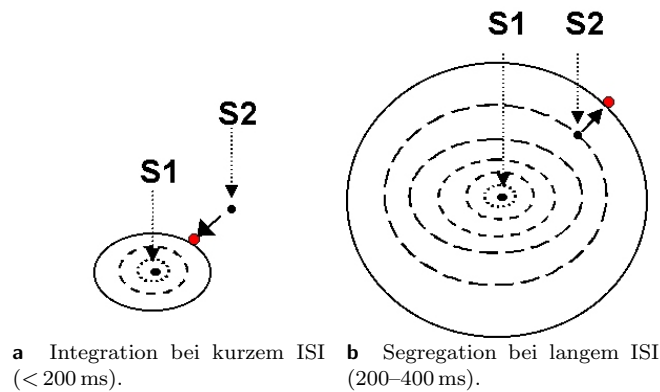


Abbildung 2.5: Verarbeitung zeitlich assoziierter Reize im neuronalen Netzwerkmodell. Folgt Stimulus (S) 2 auf S1 mit einem Interstimulusintervall (ISI) < 200 ms, wird das Aktivierungsmaximum von S2 (roter Punkt) aufgrund der sich wellenförmig ausbreitenden Voraktivierung um S1 in Richtung zu S1 verlagert. Folgt S2 mit einem langen ISI zwischen 200 und 400 ms auf S1, wird das Aktivierungsmaximum von S2 in die entgegengesetzte Richtung verschoben. Es kommt zu einer Vergrößerung der repräsentativen Distanz zwischen S1 und S2. In Anlehnung an „Learning cortical topography from spatiotemporal stimuli“ von J Wiemer et al., 2000, *Biological Cybernetics*, 82, S. 178.

Perzeptives Korrelat In der Wahrnehmung könnte diesem kortikalen Verarbeitungsmechanismus eine veränderte Wahrnehmung von Distanzen aufgrund der zeitlichen Abfolge von Reizen entsprechen. Wiemer und Kollegen (2000) verweisen auf das Phänomen der sensorischen Saltation (Geldard & Sherrick, 1972), bei dem ein Reiz in Abhängigkeit vom ISI zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Reiz fehllokalisiert wird (s. Kap. 3.1, S. 29). Die Anordnung von Reizen im Wahrnehmungsraum wird ebenfalls durch den Zeitverlauf der Stimulation beeinflusst.

2.1.6 Funktionelle Bildgebung der Somatosensorik

Der überwiegende Teil der Arbeiten, in denen somatosensorische Reizverarbeitung mit bildgebenden Verfahren – Magnetenzephalographie (MEG), Positronen-Emissions-Tomographie (PET) oder funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) – untersucht wird, hat die somatotopische Organisation in SI (Kakigi et al., 2000; Kraus et al., 2001; Kurth et al., 1998; Maldjian, Gottschalk, Patel, Detre & Alsop, 1999; Nakamura et al., 1998) und in SII zum Gegenstand (Disbrow et al., 2000; Hari et al., 1993; Maeda, Kakigi, Hoshiyama & Koyama, 1999; Ruben et al., 2001). In vielen Studien wurde bisher die von Penfield und Rasmussen (1950) dargestellte Topographie in SI bestätigt (s. Abb. 2.6; Harrington, Wright & Downs III, 2000; Nakamura et al., 1998).

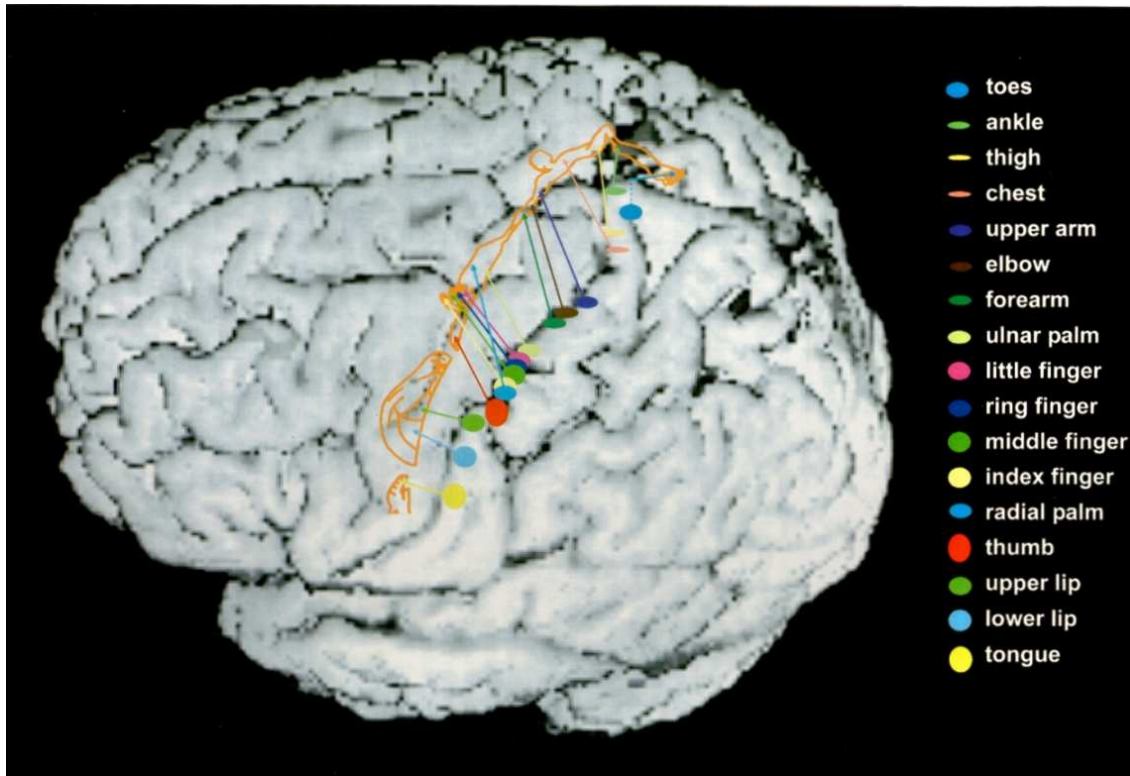


Abbildung 2.6: Topographie des somatosensorischen Kortex. Nach „Somatosensory Homunculus as Drawn by MEG“ von A Nakamura et al., 1998, *NeuroImage*, 7, S. 384. Wiedergabe mit Genehmigung von Elsevier.

Somatotopische Gliederung in SI und SII Es gibt deutlich mehr Studien, in denen mit bildgebenden Verfahren die somatotopische Gliederung von SI untersucht wird, als solche, die sich mit der somatotopischen Gliederung in SII beschäftigen. Dies könnte daran liegen, dass einfache statische Reize, die häufig zur Kartierung von SI verwendet werden, in SII keine messbare Aktivierung auslösen. Besser geeignet sind Vibrationsreize (Ruben et al., 2001) oder sich bewegende Reize (Disbrow et al., 2000; Harrington et al., 2000; Polonara, Fabri, Manzoni & Salvolini, 1999). Die Studien, in denen SII erfolgreich untersucht wurde, zeigen eine somatotopische Gliederung, die weit weniger fein aufgelöst ist als die in SI (Disbrow et al., 2000; Ruben et al., 2001). Disbrow et al. (2000) konnten in SII ein Hand-, Gesichts und ein Fußareal differenzieren und wiesen eine ähnliche somatotopische Gliederung auch im an SII angrenzenden parietalen ventralen Areal nach.

Obwohl mit den bildgebenden Verfahren in SI eine weitaus feinere somatotopische Gliederung nachgewiesen werden kann, z. B. die Differenzierung einzelner Finger (Gelnar, Krauss, Szeverenyi & Apkarian, 1998; Kurth et al., 1998; Kraus et al.,

2001), ist eine noch exaktere Aufgliederung der Somatotopie in SI bisher begrenzt durch das räumliche Auflösungsvermögen der bildgebenden Verfahren und durch die verwendeten Stimulations- und Messtechniken. Bei der MEG liegt das räumliche Auflösungsvermögen bei 2–3 mm, bei der fMRT ungefähr bei 2 mm, wohingegen sich die räumliche Ausdehnung der Repräsentationsareale unterschiedlicher Körperteile in SI im Bereich von Millimetern bewegt (Nakamura et al., 1998).

So konnten Itomi, Kakigi, Maeda und Hoshiyama (2000) die Somatotopie des Abdomens in SI, d. h. die Repräsentation unterschiedlicher Dermatome, nicht eindeutig mit MEG abbilden. Da auch bei den differenzierbaren Repräsentationsarealen der Finger deutliche Überlappungen gefunden werden (Kraus et al., 2001), ist unklar, inwieweit die von Itomi et al. (2000) gefundenen Ergebnisse bezüglich der Repräsentation des Abdomens auf das mangelnde räumliche Auflösungsvermögen der bildgebenden Verfahren zurückzuführen sind oder sich in den gefundenen Überlappungen (Itomi et al., 2000; Maldjian et al., 1999) tatsächlich vorhandene funktionelle Anpassungen der Topographie des Kortex widerspiegeln.

Daher werden momentan von verschiedenen Gruppen Anstrengungen unternommen, auf der Basis spezieller Reizparadigmen und statistischer Methoden das Auflösungsvermögen bildgebender Verfahren, speziell der fMRT, zu verbessern (Servos, Zacks, Rumelhart & Glover, 1998).

Dynamische spatiotemporale Kartierung einzelner Areale Servos et al. (1998) gelang es, innerhalb des Armareals proximale von distalen Repräsentationsarealen zu differenzieren. Von der Schulter bis zum Handgelenk stellten sie eine Ausdehnung des Repräsentationsareals in SI von ca. 11 mm fest. Die Autoren bedienten sich hierbei des Verfahrens des „temporal phase mapping“ oder „phase delay mapping“, welches zur Kartierung der Topographie der kortikalen Repräsentation der Retina entwickelt wurde (Saad, Ropella, Cox & DeYoe, 2001). Bei diesem Verfahren wird ein Reizmuster generiert, welches im kortikalen Repräsentationsareal eine sich wellenförmig fortbewegende neuronale Aktivität (räumlich gerichtet) generiert (Engel, Glover & Wandell, 1997).

Nur wenige Studien zur Somatotopie des somatosensorischen Kortex beschäftigen sich mit der dynamischen Modulation der somatosensorischen Karte durch Aufmerksamkeitsbedingungen (Braun et al., 2001; Noppeney, Waberski, Gobbele & Buchner, 1999), Reizintensität (Kraus et al., 2001) oder durch die Art des Reizmusters (Braun et al., 2000). Spatiotemporale Reizmuster, d. h. zeitlich assoziierte räumlich getrenn-

te Reize, führen zu einer dynamischen Adaptation der Karte in SI, bei der zeitlich eng aufeinander folgende Reize räumlich enger beieinander repräsentiert werden. Dieses Ergebnis bestätigt die von Wiemer und seinen Kollegen (2000) in ihrem neuronalen Netzwerkmodell getroffenen Annahmen bezüglich der Adaptivität des somatosensorischen Kortex. Zeitnah vorgegebene räumlich getrennte Reize werden nach diesem Modell integriert, d. h. die zeitliche Nähe in eine räumliche Nähe transformiert (s. vorhergehendes Kap. 2.1.5). Taktile Illusionen wie das Saltationsphänomen, in denen sich die dynamische Adaptivität der Topographie in SI widerspiegelt, wurden bisher mit bildgebenden Verfahren noch nicht untersucht. Zu erwarten wäre bei diesem Phänomen, dass die repräsentative Distanz zwischen zwei Repräsentationsarealen im Kortex entsprechend der perzeptiven Distanz zwischen den beiden peripheren Reizarealen mit abnehmendem ISI ebenfalls abnimmt.

Analyse von Verarbeitungsprozessen Untersuchungen von Illusionen, insbesondere der Scheinbewegung, wurden bisher vor allem im visuellen System durchgeführt, mit dem Ziel, die unterschiedlichen Verarbeitungsstationen des beteiligten neuronalen Netzwerkes zu identifizieren (Göbel, Khorram-Sefat, Muckli, Hacker & Singer, 1998). Dieser Aspekt der Analyse spatiotemporaler Verarbeitungsmuster bezieht sich auf die Informationsverarbeitungswege der sensorischen Systeme. Eingesetzt werden hier neben der fMRT hauptsächlich PET, MEG und EEG. Bodegard, Geyer, Grefkes, Zilles und Roland (2001) untersuchten in einer PET-Studie die Verarbeitungsstufen bei taktiler Konturwahrnehmung. Das fMRT scheint mit herkömmlichen Stimulationsmethoden (z. B. On-Off-Block-Designs) nicht dazu geeignet, neben der örtlichen Information auch Informationen über den Zeitverlauf der Verarbeitungsschritte in den verschiedenen Arealen zu geben.

Grenzen der bildgebenden Verfahren Problematisch bei der Analyse dynamischer Anpassungsprozesse, wie sie durch das neuronale Netzwerkmodell von Wiemer und Kollegen (2000) vorhergesagt werden (s. vorhergehendes Kap. 2.1.5), ist der relativ schnelle Zeitverlauf der Stimulation und somit auch der neuronalen Antwort, der eine Abtastung des Signals mit einer höheren Rate erfordert. Daher wird zur Untersuchung der dynamischen Adaptivität der Karte meist die MEG herangezogen, deren zeitliches Auflösungsvermögen besser als das der fMRT ist. Hierbei ist allerdings die Weiterentwicklung der fMRT-Verfahren aufgrund des höheren räumlichen Auflösungsvermögens wünschenswert. Ansätze zur Verbesserung der räumlichen und

zeitlichen Auflösung, z. B. das „phase delay mapping“, erscheinen hier viel versprechend.

Das räumliche und zeitliche Auflösungsvermögen der fMRT wird begrenzt durch den assoziierten Prozess der hämodynamischen Antwortfunktion. Menon und Goodyear (1999) gehen davon aus, dass sich die in der fMRT zur Signaldetektion verwendete hyperoxische vaskuläre Antwort (*Blood-Oxygenation-Level-Dependent-contrast-effect*, abgekürzt BOLD-Effekt; Ogawa, Lee, Kay & Tank, 1990) auf die neuronale Aktivität über mehrere Millimeter im Gehirngewebe ausbreitet, obwohl die an der Verarbeitung beteiligten Neuronen punktueller aktiv sind. Ebenso ist der Zeitverlauf der hämodynamischen Antwort relativ träge. Im Gegensatz zur neuronalen Aktivität, die innerhalb von 10 ms nach Stimulation erfolgt, tritt die hämodynamische Reaktion erst 1 s nach dieser auf und dauert bis zu 10 s an (Papanicolaou, 1998; Friston, Jezzard & Turner, 1994).

2.2 Psychophysik: Räumliches und zeitliches Auflösungsvermögen der Haut

2.2.1 Klassische Zweipunktschwelle

Die klassische Zweipunktschwelle ist definiert als die Distanz zwischen zwei Stimuli, die notwendig ist, um sie als distinkte Punkte wahrzunehmen (Cholewiak & Collins, 1991). Craig und Johnson (2000) unterscheiden zwei Methoden zur Messung der Zweipunktschwelle. Bei der subjektiven Methode werden zwei Stimuli mit variierender Distanz präsentiert. Abgefragt wird, ob sich die resultierende Empfindung wie ein oder zwei Punkte anfühlt. Bei der objektiven Methode werden ein oder zwei Reize appliziert, wobei bei der Abfrage die Entscheidung zwischen einem oder zwei Reizen verlangt wird.

Korrelation der Zweipunktschwelle mit der Somatotopie in SI In Abbildung 2.7 (S. 21) findet sich ein Überblick über die Variation der Zweipunktschwelle auf der Körperoberfläche. Sie ist im Gesicht, auf den Fingern und den Füßen am geringsten. Auf den Fingerspitzen liegt sie bei weniger als 1 mm. Auf dem Unterarm beträgt sie ungefähr 40 mm. Die Größe der Schwelle korreliert mit der Größe der Repräsentation des gereizten Areals in SI. Die Fingerspitzen, die relativ zu ihrer Größe auf der Körperoberfläche im Kortex überrepräsentiert sind, haben eine sehr niedrige Schwel-

le im Vergleich zum Rücken, der im Kortex in Relation zu seiner Ausdehnung auf der Körperoberfläche sehr klein repräsentiert ist. Fuchs und Brown (1984) führen die niedrigere Zweipunktschwelle um die Mittellinie des Körpers auf dem Rumpf ebenfalls auf eine verbesserte Repräsentation dieses Areals in SI zurück. Somatosensorische Projektionen sind jeweils unilateral in der kontralateralen Hemisphäre repräsentiert, mit Ausnahme des Bereichs um die Mittellinie, der bilateral vertreten ist.

Gesetz der Mobilität Bei den oberen Extremitäten ist deutlich ein Gradient in der Höhe der Schwellen von proximal nach distal zu sehen. Dies gilt für alle in der Abbildung 2.7 dargestellten Schwellen: Zweipunktschwelle, Punktlokalisationsfehler und Intensitätswahrnehmung. Aufgrund dieses Gradienten postulierte Vierordt (1870) sein Gesetz der Mobilität: Die Schwellen nehmen mit zunehmender Mobilität des jeweiligen Körperteils ab. Allerdings zeigt sich bei den unteren Extremitäten kein Zusammenhang zwischen der Beweglichkeit eines Körperteils und den Schwellen. Daher müssen neben der reinen Beweglichkeit noch andere Faktoren angenommen werden, die Einfluss auf das räumliche Auflösungsvermögen haben, z. B. die Orientierung der Reize in Bezug zur Körperachse. Die Zweipunktschwelle ist in transversaler Richtung auf den Körpergliedern geringer als in longitudinaler Orientierung (Green-span & Bolanowski, 1996). Auf dem Rücken hingegen ist die Zweipunktschwelle in longitudinaler Richtung geringer als in transversaler. Interessant ist hierbei, dass sich ein Zusammenhang zum Verlauf der Dermatome herstellen lässt (s. Abb. 2.1; Kap. 2.1.1, S. 6). Die Zweipunktschwelle ist entlang der Ausrichtung eines Dermatoms größer als quer zu diesem. Vermutlich ist dieser Zusammenhang auf die Überlappung der Dermatome zurückzuführen.

Übungsabhängige Veränderung der Zweipunktschwelle Schon zu EH. Webers Zeiten fanden unterschiedliche Forscher eine Verbesserung der Zweipunktschwelle über mehrere Messwiederholungen hinweg (Johnson, Van Boven & Hsiao, 1994). Dieser Effekt ist auf die Trainierbarkeit der Zweipunktschwelle, wie sie auch Godde et al. (1996) berichten, zurückzuführen und Ausdruck lernabhängiger kortikaler Veränderungen der Repräsentation der Körperoberfläche (s. Abschnitt: Übungsabhängige Veränderungen in Kap. 2.1.4, S. 11).

Methodische Einflüsse Untersuchungen, bei denen neben der Entscheidung zwischen einem oder zwei Punkten noch andere Antwortdimensionen zugelassen wur-

den, zeigen die Abhängigkeit dieses Messwertes von der Vorgabe der Antwortalternativen (Craig & Johnson, 2000). Aufgrund der wahrgenommen Ausdehnung oder Intensität der Empfindung kann unterschieden werden, ob einer oder zwei Reize appliziert wurden. Auf dem Unterarm liegt die Distanz, ab der sich das Perzept aus zwei Reizen anders als das eines Reizes anfühlt, bei 5 mm. Die klassische Zweipunktschwelle liegt auf dem Unterarm hingegen bei ca. 40 mm (Weinstein, 1968; s. Abb. 2.7). Die Höhe der Intensitätsempfindung der aus den beiden Reizen resultierenden Empfindung und deren Ausdehnung ist das Resultat sich gegenseitig hemmender bzw. summierender Verarbeitungsprozesse (vgl. von Békésy, 1967, S. 44; s. Kap. 3.3.1, S. 52).

2.2.2 Sukzessive Zweipunktschwelle

Bei dieser Methode werden nacheinander zwei Reize vorgegeben. Der erste Stimulus dient als Referenz- und der zweite als Zielreiz. Für den Zielreiz muss der Proband entscheiden, ob er am gleichen Ort wie der Referenzreiz vorgegeben wurde. Die Distanz zwischen Referenz- und Zielreiz, bei der die Probanden für beide noch den gleichen Reizort annehmen (Hamburger, 1980) oder gerade eben eine Differenz wahrnehmen (Jones, 1956), wird als „Schwelle“ bestimmt.

Weinstein (1968, S. 199) und andere Autoren wie Jones (1956, S. 484) verwenden für dieses Verfahren den Begriff „Lokalisationsfehler“ („error of localization“). Weinstein (1968) gab seinen Probanden jeweils einen Referenzreiz vor und ermittelte die räumliche Schwelle, indem er sukzessiv von diesem Referenzreiz ausgehend mit immer größerer Entfernung den Zielreiz vorgab. Als Schwelle wurde die maximale Distanz zwischen Referenz- und Zielreiz erhoben, bei der die Probanden angaben, beide Reize seien am gleichen Reizort vorgegeben. Damit entspricht dieses Verfahren eher der Messung der Zweipunktschwelle, bei der eine Diskriminationsleistung verlangt wird, als einer Messung des Punktlokalisationsfehlers (s. folgendes Kap. 2.2.3). Bei einem Punktlokalisationsverfahren wird demgegenüber nicht die wahrgenommene Anordnung zweier Reize zueinander, sondern die wahrgenommene Anordnung der Reize in Bezug zur Körperoberfläche untersucht³.

³Lokalisations- und Diskriminationsleistung werden durch unterschiedliche neuronale Prozesse vermittelt, die durch plastische Veränderungen der Topographie in SI auch unterschiedlich beeinflusst werden (s. Abschnitt: Übungsabhängige Veränderungen in Kap. 2.1.4, S. 11).

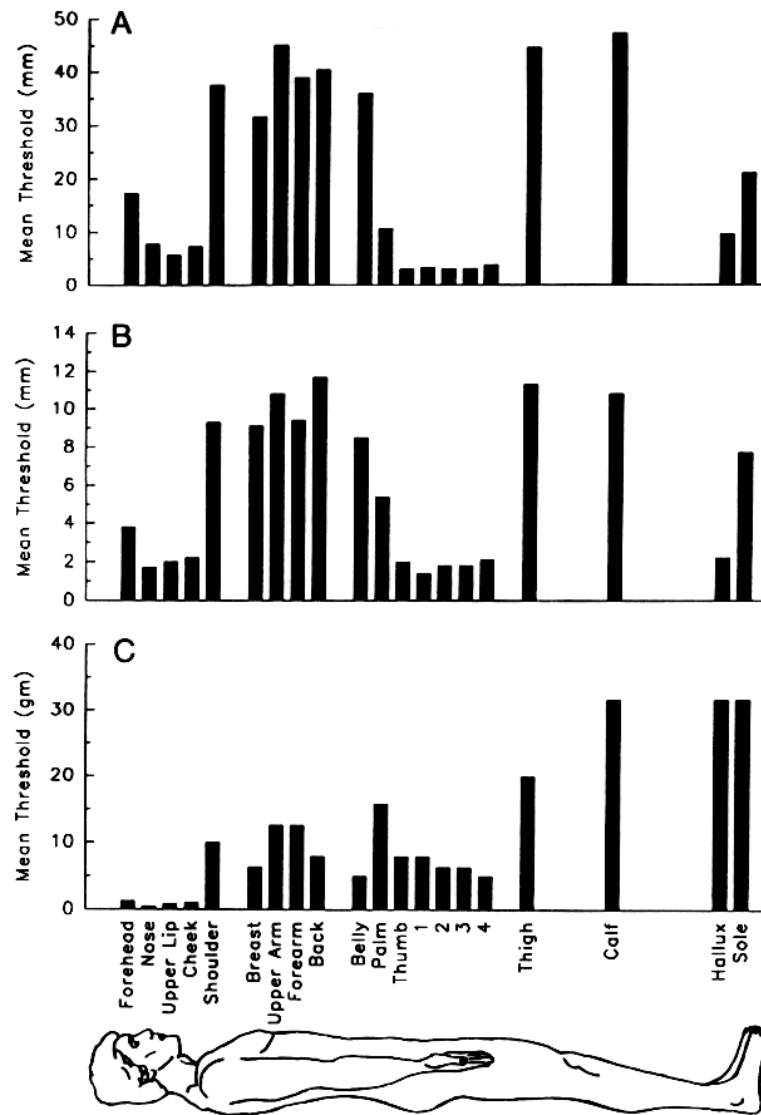


Abbildung 2.7: Variation taktiler Schwellen: **A** Klassische Zweipunktschwelle, **B** Sukzessive Zweipunktschwelle, **C** Druckschwelle. Nach Daten von Weinstein (1968). Aus JD Greenspan & SJ Bolanowski, *The Psychophysics of Tactile Perception and Its Peripheral Physiological Basis* (S. 61) in L Kruger (Ed.), *Pain and Touch*, 1996, San Diego: Academic Press. Wiedergabe mit Genehmigung von Elsevier.

Einflussfaktoren Die sukzessive Zweipunktschwelle ist durchweg niedrigerer als die klassische Zweipunktschwelle (vgl. Abb. 2.7; Weinstein, 1968). Dies weist auf die Bedeutung von temporalen Faktoren bei der räumlichen Wahrnehmung hin. In der Studie von Jones (1956) liegt bei einem ISI von 2.1 ms die Distanz zwischen zwei Reizen, die gerade eben an zwei unterschiedlichen Positionen wahrgenommen werden, auf dem Unterarm zwischen 110–120 mm. Bei einem ISI von 1001.4 ms liegt diese

Distanz nur noch zwischen 30 und 45 mm⁴. Die sukzessive Zweipunktschwelle wird höher, je schneller die beiden Reize aufeinander folgen und sich dem Punkt subjektiv wahrgenommener Gleichzeitigkeit nähern (Jones, 1956). In diesem Zusammenhang spiegelt sich die Veränderung der wahrgenommenen räumlichen Anordnung der Reize in Abhängigkeit vom Zeitverlauf der Stimulation wider. Zwei räumlich getrennte schnell aufeinander folgende Reize werden integrativ verarbeitet. Eine solche Raum-Zeit-Interaktion ist die Grundlage unterschiedlicher taktiler Illusionen (vgl. die Erläuterungen zu den spatiotemporalen Illusionen in Kap. 3, S. 29), daher überrascht nicht, dass Jones (1956) das Auftreten von Scheinbewegung innerhalb seiner Studie beobachtete.

Mit zunehmendem ISI spiegelt die sukzessive Zweipunktschwelle allerdings weniger das räumliche Auflösungsvermögen wider als vielmehr immer stärker die Fähigkeit des räumlichen Gedächtnisses (s. auch Cholewiak & Collins, 1991).

Korrelation der Zweipunktschwelle mit der Somatotopie in SI Ebenso wie die klassische Zweipunktschwelle variiert die sukzessive Zweipunktschwelle über die verschiedenen Körperareale hinweg (Greenspan & Bolanowski, 1996; Weinstein, 1968). Finger, Gesicht und Fußrücken sind die Orte mit den niedrigsten Schwellen von ungefähr 2 mm. Auf dem Unterarm findet sich eine Schwelle von ungefähr 9.5 mm. Auch die sukzessive Zweipunktschwelle korreliert mit der Ausdehnung des Repräsentationsareals in SI.

2.2.3 Punktlokalisation

Die Fähigkeit zur Lokalisation von Reizen auf der Haut wurde bisher mit sehr unterschiedlichen Methoden untersucht. Einen guten Überblick gibt Hamburger in seinem Buch *Locognosia* (1980). Im Folgenden wird das wichtigste Verfahren und seine Variationen kurz erörtert. Bei dieser Methode wird ein einzelner Reiz auf der Haut vorgegeben, dessen Position der Proband angeben soll. Als Punktlokalisationsfehler wird die Distanz zwischen der vom Probanden angezeigten Position und der physikalischen Reizposition bezeichnet (Hamburger, 1980).

⁴Die gegenüber den von Weinstein (1968) für den Unterarm berichteten Werten von 9–10 mm deutlich höheren Werte sind vermutlich auf die Reizart zurückzuführen und/oder auf den Unterschied in der Abfrage. Jones (1956) gab elektrische Reize vor und nahm als sukzessive Zweipunktschwelle die Distanz, bei der die Probanden gerade eben zwei Reizorte diskriminieren konnten. Weinstein (1968) hingegen gab mechanische Druckreize vor und erhob als sukzessive Zweipunktschwelle die Distanz, bei der die Probanden gerade eben noch einen Reizort angaben.

Die Position des Reizes wird von den Probanden z. B. durch Deuten auf den Reizort oder Einzeichnen des Reizortes in ein Körperschema angezeigt (Weinstein, 1968, 1993). Diese Angaben werden, im Gegensatz zu Methoden, bei denen der Reizort berührt wird, mit Hilfe des visuellen Systems gemacht. Die Position des einzelnen Reizes wird in Bezug zum Körper bestimmt. Wird der subjektiv wahrgenommene Reizort von den Probanden durch Berühren angezeigt (mit oder ohne die Möglichkeit, irrtümliche Angaben zu korrigieren) wird die Angabe mit Hilfe des taktilen Systems gemacht. Die Methode ähnelt dann der im vorhergehenden Kapitel beschriebenen sukzessiven Zweipunktschwelle, bei der für zwei nacheinander vorgegebene Reize bestimmt wird, ob sie sich den gleichen Reizort teilen (s. Hamburger, 1980). Hamburger (1980) verwendete ein Punktlokalisationsverfahren mit Berühren und der Möglichkeit irrtümliche Angaben zu korrigieren. Er berichtet einen Punktlokalisationsfehler (im Folgenden auch Lokalisationsfehler genannt) von 10.4–18.1 mm auf dem Unterarm, von 7.5 mm auf der Handinnenfläche und von 2.6–4.5 mm auf den Fingern. Der Lokalisationsfehler nimmt ebenso wie die anderen räumlichen Schwellen von distal nach proximal zu (vgl. Abb. 2.7; Weinstein, 1968).

Integration taktiler und visueller Information In der Untersuchung von Hamburger (1980) wird zudem deutlich, dass die Höhe des Lokalisationsfehlers nicht nur vom Reizort abhängt, sondern auch davon, welche Position das untersuchte Körperteil im Verhältnis zu Rumpf und Kopf einnimmt. Hamburger (1980) variierte den Winkel des Unterarms, auf dem er die Untersuchung des Lokalisationsfehlers vornahm, zur Körperachse und zur Blicklinie. Er stellte fest, dass die Lokalisationsfehler häufiger in Richtung der Blicklinie gemacht werden und der Fehler mit zunehmendem Winkelbetrag zunimmt. In diesem Ergebnis spiegelt sich die Beeinflussung der taktilen durch die visuelle Wahrnehmung wider: Die Koordinaten des somatosensorischen Wahrnehmungsraums werden von denen des visuellen Systems beeinflusst.

Einfluss anatomischer Markierungspunkte Der Punktlokalisationsfehler variiert weiterhin in Abhängigkeit von der Nähe zu anatomischen Markierungspunkten (z. B. Gelenken). Green (1982) zitiert eine Studie von Titchener und Parrish (1897), in der dieser den Lokalisationsfehler auf dem Unterarm untersuchte. Die Richtung der Fehllokalisation hängt nach dieser Studie von der Nähe zu den Gelenken ab. Die Reize werden jeweils in Richtung des am nächsten liegenden Gelenks fehllokalisiert. Auch die Höhe des Punktlokalisationsfehlers ist abhängig von der Nähe zu anatomo-

mischen Markierungspunkten (Hamburger, 1980). Je näher der Reizort bei einem Gelenk liegt, desto geringer ist der Lokalisationsfehler. Dies ist vermutlich auf eine gegenüber den Arealen zwischen den Gelenken verbesserten zerebralen Repräsentation zurückzuführen.

Aufmerksamkeitseffekte Der Punktlokalisationsfehler wird beeinflusst durch Aufmerksamkeitseffekte. O’Boyle et al. (2001) weisen mit einem Punktlokalisationsverfahren (mit Berühren) einen niedrigeren Lokalisationsfehler nach, wenn das stimulierte Hautareal im Fokus der Aufmerksamkeit steht. Sie sehen dies als Korrelat der durch Aufmerksamkeit vergrößerten Repräsentation des fokussierten Hautareals im somatosensorischen Kortex (s. Abschnitt: Aufmerksamkeit in Kap. 2.1.4, S. 12). Moduliert wird die Aufmerksamkeit z. B. durch visuelle Hinwendung (Tipper et al., 1998) oder durch interne Hinwendung aufgrund taktiler Hinweisreize (Lloyd, Bolanowski, Howard & McGlone, 1999). Bei visueller Hinwendung werden die Probanden instruiert das Reizareal aktiv anzuschauen, während bei interner Hinwendung durch einen Hinweisreiz auf dem gleichen Areal die Aufmerksamkeit kurzfristig automatisch auf das Areal gerichtet wird.

2.2.4 Distanzwahrnehmung

Die Wahrnehmung von Distanzen zwischen zwei räumlich getrennten taktilen Reizen wird mit unterschiedlichen Verfahren der Reizvorgabe und der Erhebung der Schätzurteile untersucht.

Die Distanz kann aufgezeichnet, in Zentimeter angegeben oder mit Linien verschiedener Länge verglichen werden (Green, 1982). Die Stimuli können sukzessive oder gleichzeitig vorgegeben werden. Im Unterschied zur Erhebung der Zweipunktschwelle wird nicht eine Diskriminationsleistung, sondern eine Größenschätzung verlangt.

Einfluss der zeitlichen Abfolge der Stimulation: Kompressionseffekt Die wahrgenommene Strecke zwischen zwei Reizen ist abhängig vom ISI und der physikalischen Distanz zwischen diesen. Je kürzer das ISI, desto stärker ist die wahrgenommene Kompression der Strecke zwischen den beiden Reizen (Geldard, Sherrick & Cholewiak, 1981a, S. 13ff. und 1981b, S. 16ff.; Green, 1982). In diesem Sinne können die von Jones (1956) erhobenen Werte zur Abhängigkeit der sukzessiven Zweipunktschwelle vom ISI auch als eine Unterschätzung der Distanz zwischen den

beiden Reizen interpretiert werden (vgl. Kap. 2.2.2, S. 20). Eine Distanz von 110-120 mm wird bei einem ISI von 2.1 ms auf 0 mm komprimiert wahrgenommen.

Ein solcher Kompressionseffekt wurde von Geldard und Mitarbeitern (1981b, S. 16) bei Distanzen bis zu 100 mm und bei ISI bis zu 320 ms nachgewiesen. Green (1982) nimmt an, dass diese Interaktion zweier Reize in der Wahrnehmung und der Einfluss der zeitlichen Abfolge auf die Distanzwahrnehmung auf zentrale Verarbeitungsmechanismen zurückzuführen ist. Wie im dynamischen neuronalen Netzwerkmodell (Wiemer et al., 2000; s. Kap. 2.1.5, S. 13) auf kortikaler Ebene ist auch im Wahrnehmungsraum die Repräsentation zweier Reize eine Funktion der räumlichen und zeitlichen Anordnung der Reize. Zeitlich enge Präsentation zweier Reize resultiert in einer verminderten repräsentativen Distanz in der kortikalen und perzeptiven Karte.

Punktlokalisation Die Kompression der Distanz geht mit der Fehllokalisation einer oder beider Reize einher (Green, 1982). Die Reize werden jeweils symmetrisch in Richtung des anderen Reizes fehllokalisiert, woraus die verkürzte Distanzwahrnehmung resultiert. Die Fehllokalisation tritt ebenso auf, wenn nur einer der beiden Reize lokalisiert und der zweite ignoriert wird. Die Verkürzung der Distanz ist dann allerdings geringer. Green (1982) sieht dies als Hinweis darauf, dass die räumliche Wahrnehmung zweier Stimuli durch Aufmerksamkeit moduliert wird. Werden beide Reize fokussiert, erhöht dies ihre Affinität und resultiert in einer geringeren wahrgenommenen Distanz. Allerdings kann durch das Ignorieren des zweiten Stimulus nicht ausgeschlossen werden, dass dieser trotzdem fehllokalisiert wird und die wahrgenommene Distanz zwischen ignoriertem und fokussiertem Reiz die gleiche ist wie bei Fokussierung beider Reize. Da Green (1982) nur den Reizort des fokussierten Reizes erhoben hat und zur Messung der Distanz den physikalischen Reizort des ignorierten Reizes verwendete, kann die Frage nach Aufmerksamkeitseffekten hier nicht beantwortet werden.

Abgrenzung zu taktilen Illusionen Der zeit- und distanzabhängige Kompressionseffekt bei der Distanzwahrnehmung ist allenfalls durch den Inhalt der Abfrage unterscheidbar von verschiedenen taktilen Illusionen und wird in der vorliegenden Arbeit daher zu diesen gezählt. Die Abhängigkeit der räumlichen Wahrnehmung von der zeitlichen Reizabfolge findet sich beim Saltationsphänomen wieder, bei dem ein Reiz in Abhängigkeit vom ISI zu einem zweiten räumlich getrennten Reiz fehllokali-

siert wird (s. Kap. 3.1, S. 29). Beim Tau-Phänomen werden zwei Distanzen miteinander verglichen. In Abhängigkeit von den ISI, mit denen die Distanzen präsentiert werden, wird eine Distanz gegenüber der anderen überschätzt (s. Kap. 3.2, S. 45). Aus dem Vergleich der Distanzen kann abgeleitet werden, ob es bei einer Distanz zu einer Kompression in der Wahrnehmung kam.

2.2.5 Zeitliches Auflösungsvermögen

Das zeitliche Auflösungsvermögen der Haut wird mit unterschiedlichen Prozeduren gemessen. Entsprechend der Methoden zur Untersuchung des räumlichen Auflösungsvermögens können folgende Schwellen unterschieden werden:

- Diskrimination zweier diskreter Reize: Entsprechend der klassischen Zweipunktschwelle wird die Entscheidung verlangt, ob zwei diskrete oder nur ein Reiz wahrgenommen wurde.
- Wahrnehmung von Gleichzeitigkeit: Bei Präsentation zweier Reize muss der Proband entscheiden, ob diese gleichzeitig vorgegeben wurden (Simultanitätsschwelle).
- Wahrnehmen von Kontinuität oder Diskontinuität: Bei der Präsentation zweier sukzessiver Reize muss entschieden werden, ob die Reize kontinuierlich oder mit einer Pause aufeinander folgen. Dieser Schwelle entspricht bei den räumlichen Schwellen das Wahrnehmen einer Lücke in einer ansonsten gleichmäßigen Reizfläche.

Einfluss der Aufgabe Die Schwelle, bei der zwei Reize, die sukzessive am gleichen Reizort vorgegeben werden, zeitlich diskriminiert werden können, liegt im taktilen System bei 5 ms (Cholewiak & Collins, 1991). Die Schwelle, bei der zwei Reize als gleichzeitig wahrgenommen werden, liegt demgegenüber bei ca. 20 ms (Geffen, Mason, Butterworth, McLean & Clark, 1996). Der Unterschied zwischen diesen beiden Schwellen ist zum einen auf die unterschiedlichen Aufgaben (Diskrimination versus Wahrnehmung von Gleichzeitigkeit) zurückzuführen und zum anderen darauf, dass die Diskriminationsschwelle mit Reizen am gleichen Reizort erhoben wurde, während sich die Simultanitätsschwelle auf Reize an verschiedenen Reizorten bezieht (s. folgenden Abschnitt).

Bei einfacher Diskrimination ist die zeitliche Schwelle niedriger als bei komplexeren Aufgaben. Daher liegt auch die Schwelle, ab der die Reihenfolge von Stimuli richtig wahrgenommen werden kann, bei 20 ms (Cholewiak & Collins, 1991). Die räumliche Anordnung von zwei oder drei Reizen, die auf unterschiedlichen Fingersegmenten vorgegeben werden, kann selbst dann noch richtig wahrgenommen und wiedergegeben werden, wenn die zeitliche Reihenfolge nicht mehr richtig wiedergegeben werden kann (Hill & Bliss, 1968).

Einfluss der räumlichen Anordnung der Reize Die Simultanitätsschwelle ist niedriger, wenn beide Reize am gleichen Reizort vorgegeben werden als wenn unterschiedliche Reizorte verwendet werden. Nach Geffen et al. (1996) nimmt die Simultanitätsschwelle mit zunehmender Distanz zwischen den Reizen zu. Beeinflusst wird die Schwelle auch davon, ob die Reize unilateral oder bilateral vorgegeben werden. Sie ist dann abhängig von der Übertragungsrate zwischen den Hemisphären (Geffen et al., 1996; Lechelt, 1984).

Wahrnehmung der Länge von Zeitintervallen Die Wahrnehmung der Länge von Zeitintervallen wird ebenfalls durch verschiedene Faktoren beeinflusst (Rammsayer, 1992). Werden in einem Zeitintervall zwischen zwei Reizen andere Reize vorgegeben, so erscheint dieses Intervall im Vergleich zu einem leeren Zeitintervall länger (Rammsayer, 1992; Russo & Dellantonio, 1989). Dieses Phänomen ist unter dem Namen „Filled-Duration-Illusion“ bekannt.

Die Wahrnehmung der Länge von Zeitintervallen wird auch durch die räumliche Distanz zwischen den zwei Reizen beeinflusst. Komplementär zum Kompressions-effekt bei der Distanzwahrnehmung wird das Zeitintervall zwischen zwei räumlich entfernten Reizen umso länger empfunden, je größer die räumliche Distanz ist. Diese Illusion ist unter dem Namen „Kappa“ bekannt (Jones & Huang, 1982).

2.3 Zusammenfassung

Die Körperoberfläche ist nicht gleichzusetzen mit dem taktilen Wahrnehmungsraum. Orts- und Zeitinformationen werden durch die Verarbeitungsmechanismen des Organismus verzerrt. Diese Verzerrung ist abhängig von den Übertragungseigenschaften des physiologischen Systems und von kontextuellen Faktoren, die wiederum auf das physiologische System einwirken. Diese Übertragungseigenschaften bewirken, dass

einerseits eine möglichst hohe Diskriminationsleistung durch kontrastverschärfende hemmende Verarbeitungsmechanismen möglich ist (s. Kap. 2.1.1 und Kap. 2.1.2, S. 5ff.). Deutlich wird dies bei den räumlichen Schwellen, die abhängig von der Anzahl und Dichte der peripheren Rezeptoren in der Haut variieren und deren Variation über den Körper hinweg hoch korreliert ist mit der Größe des Repräsentationsareals in SI (vgl. Kap. 2.2.1, S. 18). Andererseits bewirken die kortikalen Verarbeitungsmechanismen eine Transformation von zeitlicher Information in räumliche Information (s. Kap. 2.1.5, S. 13), wodurch die Information über die räumliche Anordnung der Reize auf der Körperoberfläche verzerrt wird. Dieser Mechanismus scheint die Grundlage für plastische Veränderungen der Topographie in SI zu sein und die dynamische Anpassung des Systems an Veränderungen der Reizbedingungen zu ermöglichen. Diese zeitabhängige Veränderung der Körperkarte wird deutlich bei der sukzessiven Zweipunktschwelle, die in Abhängigkeit vom Zeitintervall zwischen den Reizen variiert (vgl. Kap. 2.2.2, S. 20) und ebenso bei der Distanzwahrnehmung, bei der ein Kompressionseffekt in Abhängigkeit vom Zeitverlauf der Stimulation auftritt (s. Kap. 2.2.4, S. 24).

3 Taktile Illusionen

Unter Illusionen wird die „Falschdeutung von Sinneseindrücken“ verstanden. Eine starke „Beteiligung der Phantasie“ wird vermutet, wobei in Abgrenzung zu Halluzinationen „objektive äußere Erscheinungen“ (Dorsch, Häcker & Stapf, 1994, S. 343) gegeben sein müssen. Die im Folgenden beschriebenen und untersuchten Illusionen beruhen nicht auf Phantasietätigkeit, sondern auf einer intra- und interindividuell stabilen und reproduzierbaren Interaktion von räumlichen und zeitlichen Reizbedingungen, die zu einer verzerrten Repräsentation der räumlichen Anordnung der Reize in der Wahrnehmung führen (Cholewiak, 1999; Geldard, 1975; Green, 1982).

Allen im Folgenden dargestellten spatiotemporalen Illusionen ist gemeinsam, dass die räumliche Anordnung von Reizen in Abhängigkeit vom Zeitintervall zwischen den Reizen verändert wahrgenommen wird. Die perzeptive Körperkarte adaptiert dynamisch an die zeitliche Abfolge der Stimulation. Die Parallelen zum dynamischen neuronalen Netzwerkmodell der zerebralen Verarbeitung spatiotemporaler Reizmuster (Wiemer et al., 2000) und der daraus abgeleiteten dynamischen Adaptation der Topographie der kortikalen Karte an die zeitliche Abfolge der Stimulation sind offensichtlich (s. Kap. 2.1.5, S. 13). Die spatiotemporalen Illusionen können als Korrelat dieser neuronalen Verarbeitungsmechanismen gelten und ermöglichen daher die nicht-invasive Untersuchung der Übertragungseigenschaften des physiologischen Systems.

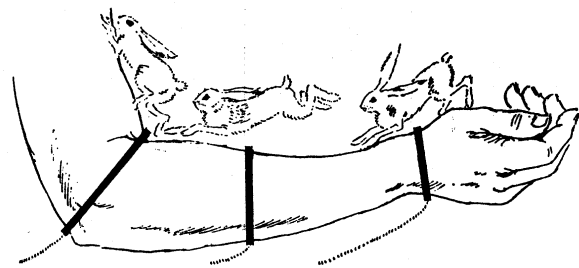
3.1 Sensorische Saltation

Das Phänomen der sensorischen Saltation wurde in den 70er Jahren von Geldard und Mitarbeitern (Geldard, 1975; Geldard & Sherrick, 1972) entdeckt. In der Literatur ist es auch unter der Bezeichnung „Geldard-Effekt“ oder bei taktiler Reizung als „cutaneous rabbit“ bekannt. Bei diesem Phänomen werden ein oder mehrere Reize in Abhängigkeit vom ISI zu einem nachfolgenden räumlich getrennten Reiz fehllokalisiert.

Nach Geldard (1975, S. 34) reagierte der erste Proband mit dem Ausruf „Who let the rabbit loose?“, als eine Serie von mehreren fehllokalisierten Reizen sich gleichmäßig über das stimulierte Hautareal verteilte. Dieser Ausruf gab dem Phänomen seinen Namen: „rabbit“ oder Saltation (lat. saltare: springen).

Saltation tritt im visuellen und auditiven System unter ähnlichen Bedingungen auf wie im taktilen System (Geldard, 1975, S. 81ff.; Lockhead et al., 1980; Shore et al., 1998). Der Effekt ist im taktilen System gegenüber einer großen Anzahl von Bedingungsvariationen stabil.

Abbildung 3.1: Karikatur des „cutaneous rabbit“. Nach einem norwegischen Zeitungskarikaturist, aus *Sensory Saltation: Metastability in the Perceptual World* (S. 31) von FA Geldard, 1975, Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates Inc. Wiedergabe mit Genehmigung.



3.1.1 „Multiple Rabbit“

Beim Paradigma des „multiple rabbit“ (MR-Paradigma) werden mindestens 4 Stimuli (S) an zwei Reizorten (L für Locus) mit unterschiedlichen ISI vorgegeben (Geldard, 1975, S. 28ff.; Geldard & Sherrick, 1972). Dem Ankündigungsreiz (S₀) am ersten Reizort (L₁) folgen nach einem langen ISI (> 500 ms) am gleichen Reizort mindestens zwei weitere Reize (S₁, S₂). Zwischen den Reizen S₁ und S₂ ist das ISI kurz (20–50 ms). An dem räumlich entfernten zweiten Reizort L₂ wird der letzte Reiz S₂ nach einem kurzen ISI (< 200 ms) appliziert (s. Abb. 3.2).

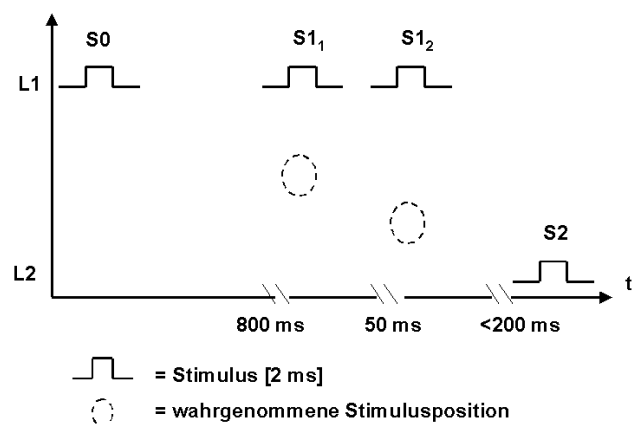


Abbildung 3.2: Experimentelles Paradigma für Saltation beim „multiple rabbit“ (MR-Paradigma). Ankündigungsreiz S₀ wird bei Reizort L₁ vorgegeben. Die Stimuli S₁ und S₂ werden in Abhängigkeit vom ISI zum nachfolgenden Stimulus S₂ bei Reizort L₂ fehllokalisiert.

In der Wahrnehmung der Probanden verlassen die S1-Reize ihre wahre Position und werden in gleichmäßigen Abständen zwischen den Reizorten L1 und L2 wahrgenommen (s. Abb. 3.2). Geldard (1975, S. 43) bezeichnet S0 auch als „Lokalisator“, da er die wahre Position der folgenden S1-Reize markiert. Da zwischen S0 und den S1-Reizen keine Interaktion auftreten soll, folgt S1₁ diesem erst nach einem langen ISI (> 500 ms). Die S1-Reize bezeichnet Geldard (1975, S. 43) als „attractee“, da sie vom folgenden S2 angezogen werden. S2 ist der „attractant“, der die vorhergehenden Reize anzieht.

Anzahl der Stimuli

Maximal können 15 S1-Reize vorgegeben werden, die sich in der Wahrnehmung gleichmäßig zwischen L1 und L2 verteilen. Werden mehr als 15 S1-Reize appliziert, findet keine Saltation mehr statt und alle Reize werden an ihrem wahren Reizort (L1) wahrgenommen. Werden weniger Reize vorgegeben, vergrößert sich der räumliche Abstand zwischen den wahrgenommenen fehllokalisierten Reizpositionen (Geldard & Sherrick, 1972).

Die Vorgabe eines S2-Reizes ist ausreichend. Werden an Position L2 mehrere S2-Reize (S2₁, S2₂ ... S2_n) hintereinander vorgegeben, hat dies keinen Effekt auf die Ausprägung der Saltation (Geldard, 1975, S. 42).

Interstimulusintervall

Bei einem ISI im Bereich von 20–50 ms zwischen den S1-Reizen ist der Saltationseffekt optimal ausgeprägt (Geldard, 1975, S. 53; Geldard & Sherrick, 1972). Insgesamt darf das ISI von S1₁ bis zu S2 300 ms nicht überschreiten. Daher ist das ISI zwischen den S1-Reizen abhängig von der Anzahl der S1-Reize und dem ISI zwischen dem letzten S1-Reiz und S2 (Geldard et al., 1981a, S. 10). Alle S1-Reize, deren zeitlicher Abstand zu S2 mehr als 300 ms beträgt, bleiben in der Wahrnehmung unter ihrem physikalischen Reizort L1 verankert. Dieses ISI begrenzt daher die maximal mögliche Anzahl von S1-Reizen.

3.1.2 „Reduced Rabbit“ und „Utterly Reduced Rabbit“

Das Paradigma des „reduced rabbit“ (RR-Paradigma) besteht aus drei Reizen (S0, S1, S2), die mit zwei räumlich getrennten auf dem gleichen Körperteil liegenden Reizgebern (L1, L2) vorgegeben werden (Geldard, 1975, S. 43). Stimulus S0 dient wie

3 Taktile Illusionen

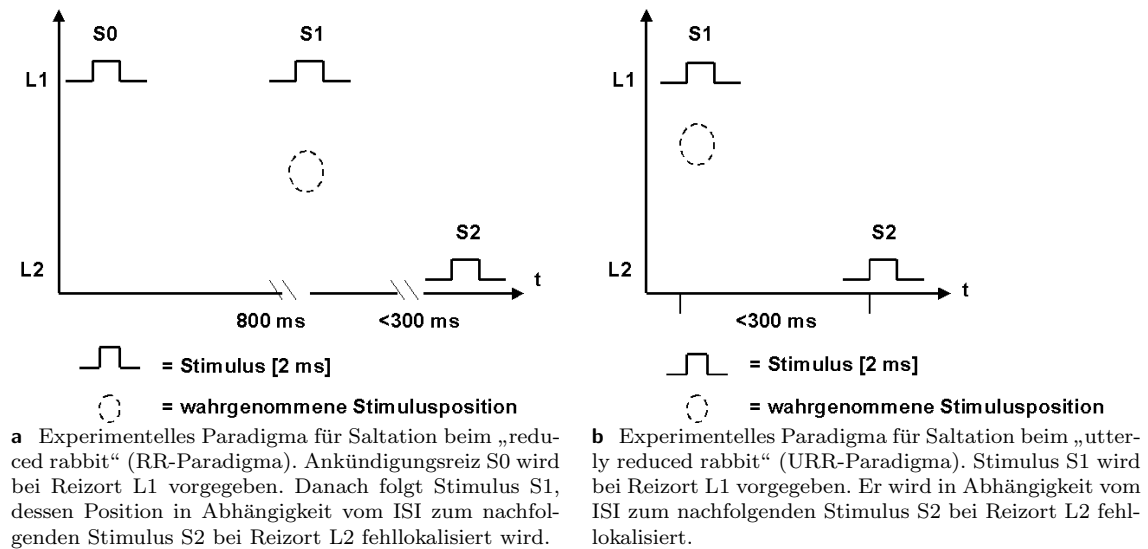


Abbildung 3.3: Experimentelle Paradigmen für Saltation beim „reduced“ und „utterly reduced rabbit“.

beim MR-Paradigma als Ankündigungsreiz. Er wird mit Reizgeber L1 vorgegeben, gefolgt nach einem langem ISI (> 500 ms) von S1 am gleichen Reizort. Diesem folgt nach einem kurzen ISI (< 300 ms) S2 bei L2 (s. Abb. 3.3a). Beim Paradigma des „utterly reduced rabbit“ (URR-Paradigma) fehlt S0 (s. Abb. 3.3b).

Unabhängig von der Vorgabe von S0 wird S1 bei beiden Paradigmen in Abhängigkeit vom ISI zu S2 systematisch in dessen Richtung fehllokalisiert (s. Abb. 3.3). Je kleiner das ISI ist, desto größer ist die Fehllokalisation. Der Zusammenhang zwischen Fehllokalisation und ISI folgt nach Geldard einer monotonen Funktion (Geldard, 1975, S. 54).

In wenigen Fällen wird eine Duplikation von S1 in der Wahrnehmung beschrieben. S1 wird sowohl an seiner physikalischen als auch an einer fehllokalisierten Position wahrgenommen (Geldard, 1975, S. 97). Über Häufigkeit und Bedingungen des Auftretens dieser Wahrnehmung gibt es keine Angaben, außer dass sie selten auftritt und schlecht reproduzierbar ist.

Das URR-Paradigma ist von den experimentellen Paradigmen zur Untersuchung der Distanzwahrnehmung (vgl. Kap. 2.2.4, S. 24) nur aufgrund der Abfrage zu unterscheiden. Bei der Distanzwahrnehmung wird nach der Distanz gefragt, beim URR-Paradigma nach der Lokalisation eines Reizes. Bei beiden Phänomenen tritt eine Verzerrung der räumlichen Wahrnehmung auf, und wie Green (1982) zeigte, geht die Fehleinschätzung einer Distanz mit der Fehllokalisation der Reize einher.

Interstimulusintervall

Zur Beschreibung des Saltationseffekts verwendet Geldard (1975, S. 49) neben der Kennlinie des Zusammenhangs zwischen Fehllokalisation und ISI den *Exodus-* und *Koinzidenzpunkt*. Diese beiden Punkte sind die Endpunkte der Saltationskennlinie. Exodus bezeichnet das ISI zwischen S1 und S2, ab dem S1 in der Wahrnehmung von seinem wahren Reizort unter L1 „auswandert“ (Geldard, 1975, S. 49). Koinzidenz bezeichnet das ISI, an dem S1 in der Wahrnehmung mit S2 räumlich unter L2 zusammenfällt.

Die ISI, bei denen ein Exodus- oder ein Koinzidenzpunkt auftreten, sind interindividuell verschieden (s. Abb. 3.4; Geldard, 1975, S. 53). Den bisherigen Ergebnissen zufolge kann der Exoduspunkt in einem Bereich zwischen 130 und 300 ms liegen (Cholewiak, 1976; Geldard, 1975, S. 53; s. Abb. 3.4). Koinzidenz von S1 und S2 tritt bei ISI zwischen 20 und 70 ms auf (Geldard, 1975, S. 53; s. Abb. 3.4). Diese Angaben beruhen auf Untersuchungen mit relativ kleinen Stichproben (4–5 Probanden) mit vielen Messwiederholungen ($N = 20\text{--}50$; Cholewiak, 1976; Geldard, 1975, S. 54; Geldard & Sherrick, 1972; Geldard et al., 1981a, 1981b). Daher ist unklar, wie repräsentativ diese Grenzbereiche sind.

In Abhängigkeit davon, bei welchen ISI der Exodus- und der Koinzidenzpunkt auftreten, unterscheiden sich die Saltationskennlinien, die den Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und dem ISI zwischen S1 und S2 beschreiben. Die Kennlinie kann steiler ausfallen, wenn zwischen Exodus- und Koinzidenzpunkt nur ein kleiner ISI-Bereich liegt, oder auch flach sein, wenn sich ein größerer ISI-Bereich zwischen den beiden Endpunkten befindet (s. Abb. 3.4).

Intraindividuelle Variabilität tritt nach Cholewiak (1976) ebenfalls auf. Er berichtet beim Exoduspunkt individuelle Schwankungen in einem Bereich von 40–80 ms (SD) und beim Koinzidenzpunkt Schwankungen zwischen 5 und 40 ms (SD). Zur Verringerung der auftretenden intraindividuellen Variabilität führten Geldard und seine Kollegen ein Training mit den Probanden durch (Cholewiak, 1976).

3.1.3 „Symmetrical Rabbit“

Bei diesem Paradigma werden vier Reize (S0, S1, S2, S3) mit zwei räumlich getrennten Reizgebern (L1, L2) vorgegeben (Geldard, 1975, S. 50). Neben dem Lokalisator S0 an Position L1 wird ein weiterer Lokalisator S3 an Position L2 vorgegeben. Auf S0 folgt bei L1 mit einem langen ISI (> 500 ms) S1. Kurz darauf wird S2 nach ei-

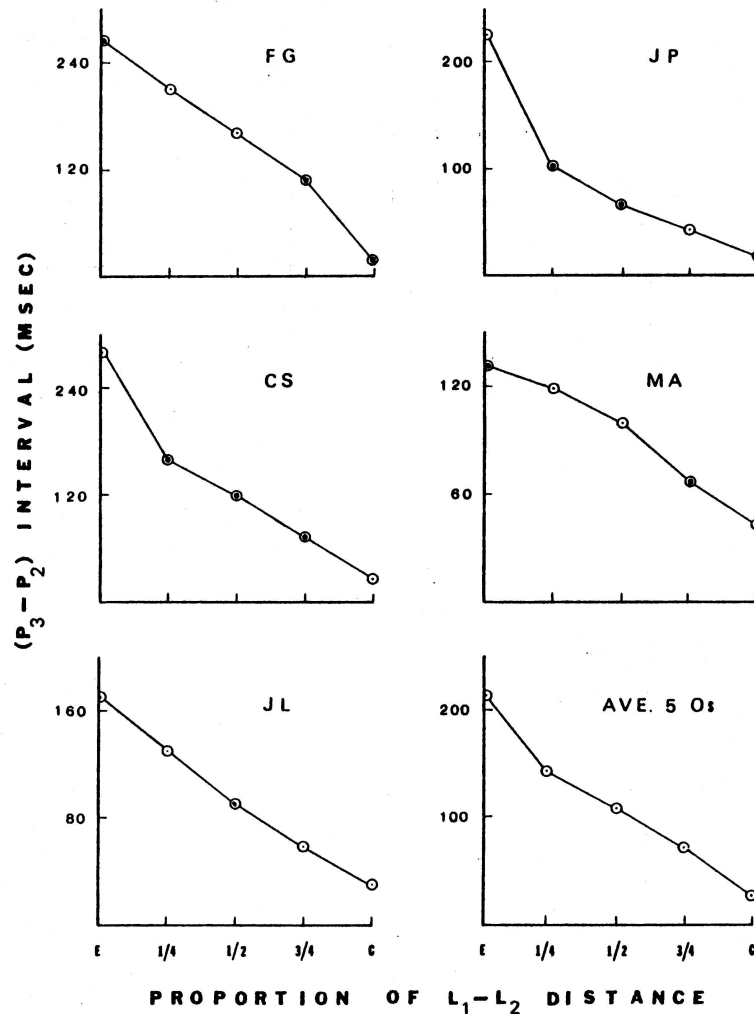


Abbildung 3.4: Kennlinien beim „reduced rabbit“: Ergebnisse nach Geldard (1975). Erhoben wurden die Daten mit dem Herstellungsverfahren (s. Kap. 3.1.7, S. 39), bei dem das ISI zwischen P2 (P steht für Stimulus) und P3 vom Probanden jeweils so eingestellt wird, dass die Fehllokalisierung von P2 auf der Strecke zwischen L1 und L2 eine bestimmte Größe erreicht. Die Strecke zwischen L1 und L2 ist unterteilt in E (Exodus), $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$ der Strecke und C (Koinzidenz). Dargestellt sind pro Proband die mittleren ISI-Werte, bei denen die P2-Fehllokalisierung jeweils diese Punkte erreicht. Aus *Sensory Saltation: Metastability in the Perceptual World* (S. 53) von FA Geldard, 1975, Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates Inc. Wiedergabe mit Genehmigung.

nem kurzen ISI (< 300 ms) bei L2 vorgegeben, gefolgt von S3 nach einem langen ISI (> 500 ms) ebenfalls bei L2 (s. Abb. 3.5). S0 markiert die physikalische Position von S1 und S3 die von S2.

Nach Geldard (1975, S. 50) kann beim Paradigma des „symmetrical Rabbit“ (SR-Paradigma) eine geringe Fehllokalisierung von S2 auftreten, die unabhängig vom ISI zwischen S1 und S2 ist. Über die genaue Größe, die Richtung und die Auf-

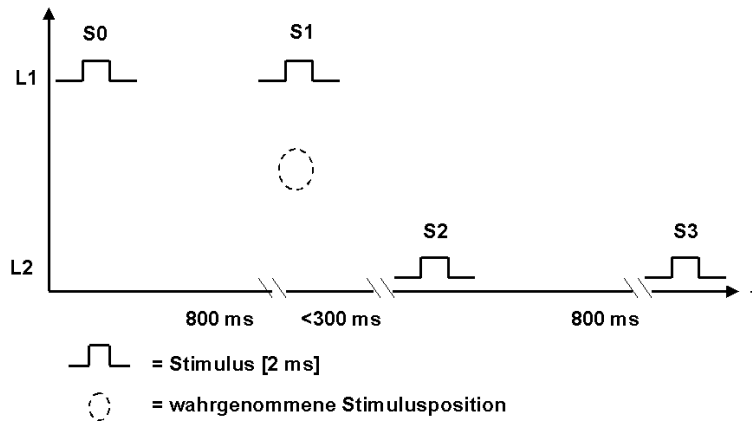


Abbildung 3.5: Experimentelles Paradigma für Saltation beim „symmetrical rabbit“ (SR-Paradigma) nach Geldard (1975, S. 50). Lokalisator S0 wird bei Reizort L1 vorgegeben. Die Position von S1 wird in Abhängigkeit vom ISI zum nachfolgenden S2 fehllokalisiert. Lokalisator S3 wird bei L2 vorgegeben.

tretenshäufigkeit dieses Effekts macht er keine Angaben. Kilgard und Merzenich (1995) beschreiben hingegen eine symmetrische Anziehung in Abhängigkeit vom ISI zwischen S1 und S2 (s. Abb. 3.6). Je kürzer das ISI ist, desto größer ist die Fehllokalisierung von S1 und S2 und desto geringer ist die wahrgenommene Distanz zwischen den geschätzten Positionen von S1 und S2 (Kilgard & Merzenich, 1995).

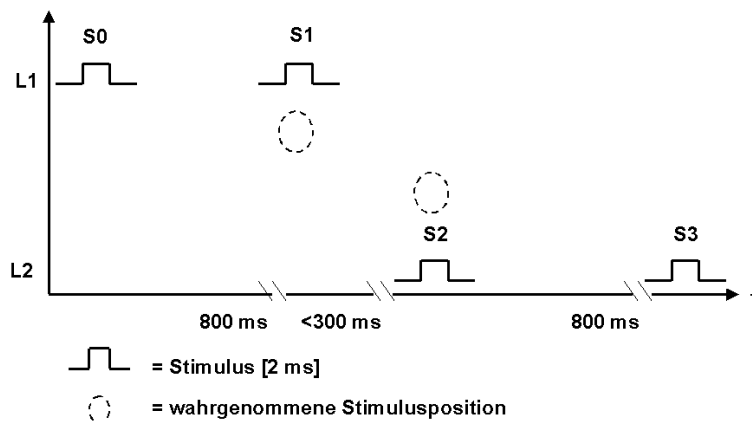


Abbildung 3.6: Experimentelles Paradigma für Saltation beim „symmetrical rabbit“ (SR-Paradigma) nach Kilgard & Merzenich (1995). Lokalisator S0 wird bei Position L1 vorgegeben. Die Stimuli S1 und S2 ziehen sich in Abhängigkeit vom ISI gegenseitig symmetrisch an. Lokalisator S3 wird bei Position L2 vorgegeben.

Kilgard und Merzenich (1995) gehen bei der Bestimmung der Reizpositionen von einem zweistufigen Prozess aus. Im ersten Schritt wird die Distanz zwischen S1 und S2 eingeschätzt. Im zweiten Schritt wird dann die Positionierung dieser Distanz auf der Körperoberfläche und damit die Lokalisation der Reize vorgenommen. Während die Wahrnehmung der Distanz vom ISI abhängt, ist die Positionierung der beiden Reize von Aufmerksamkeitsprozessen abhängig. Mit entsprechenden Instruktionen lenkten Kilgard und Merzenich (1995) die Aufmerksamkeit ihrer Probanden jeweils auf verschiedene Bereiche des Reizareals. Liegt der distale Teil des Reizgebiets im Aufmerksamkeitsfokus, werden die beiden Reize in distale Richtung fehllokalisiert. Fokussierung des proximalen Teils führt zu Fehllokalisierung in proximaler Richtung.

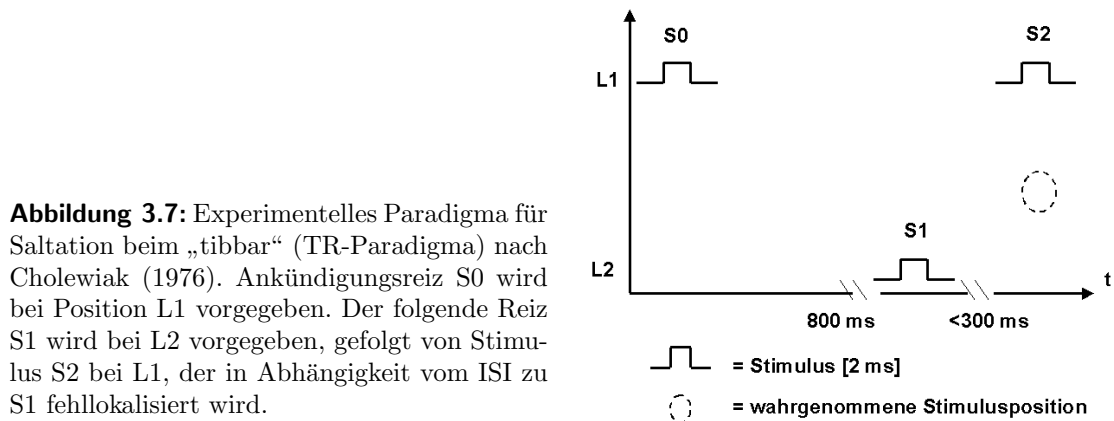
Liegt das ganze Reizareal im Fokus der Aufmerksamkeit, resultiert eine symmetrische Fehllokalisation in die Mitte des Areals (Kilgard & Merzenich, 1995).

Die Diskrepanz zwischen ihren und Geldards (1975, S. 50) Ergebnissen führen Kilgard und Merzenich (1995) auf den Einfluss des Trainings und der Instruktionen zurück. Sie vermuten, dass durch ein Training zur Reduktion der Antwortvariabilität bei Geldard (1975) die Aufmerksamkeit der Probanden in Richtung von S2 gelenkt wurde und dadurch S1 stärker in Richtung von S2 fehllokalisiert wurde.

3.1.4 „Tibbar“

Beim Paradigma des „tibbar“ (TR-Paradigma) werden 3 Stimuli (S0, S1, S2) mit zwei räumlich getrennten Reizgebern (L1, L2) vorgegeben. Gegenüber den anderen Saltationsparadigmen („reduced rabbit“, „utterly reduced rabbit“) ist die räumliche Abfolge der Reize verändert, so dass ein „umgekehrter“ Saltationseffekt entsteht (RW. Cholewiak, persönl. Mitteilung 22.07.2002), der diesem Phänomen seinen Namen gibt („tibbar“ = „rabbit“).

S0 wird bei Reizgeber L1 vorgegeben; nach einem langen ISI wird S1 am räumlich entfernten Reizgeber L2 vorgegeben, gefolgt von S2 nach einem kurzen ISI bei L1 (s. Abb. 3.7).



In der Wahrnehmung verliert bei dieser Reizanordnung S2 seine Funktion als „attractor“. Er wird vielmehr selbst zum „attractee“, d. h. zum fehllokalisierten Reiz (s. Abb. 3.7). Das ISI zwischen S1 und S2 hat den gleichen Einfluss auf die Fehllokalisation von S2 wie beim RR-Paradigma auf S1. Dementsprechend wird entgegen der Annahme Geldards (1984) nicht unter allen Umständen der vorhergehende Reiz zum nachfolgenden räumlich entfernten Reiz fehllokalisiert.

RW. Cholewiak (persönl. Mitteilung 22.07.2002) geht bei der Bestimmung der Reizpositionen übereinstimmend mit Kilgard und Merzenich (1995) von einem zweistufigen Prozess aus (s. vorhergehendes Kap. 3.1.3): Im ersten Schritt wird die Distanz in Abhängigkeit vom ISI zwischen den zwei Reizen eingeschätzt und im zweiten Schritt die Positionierung der Distanz bzw. der Reize vorgenommen. Die wahrgenommene räumliche Distanz wird aufgrund der Anforderungen der Aufgabe in die Lokalisation der Reize transformiert. Die Positionierung der Reize ist dabei abhängig von Aufmerksamkeitseffekten, die durch die Aufgabe selbst und die Instruktionen entstehen.

Ausgehend von dieser Annahme erhält das Saltationsphänomen eine direkte Beziehung zu anderen spatiotemporalen Illusionen, bei denen eine Distanzschätzung abgefragt wird, zum Kompressionseffekt bei der Distanzwahrnehmung (s. Kap. 2.2.4, S. 24) und zum Tau-Effekt (s. Kap. 3.2, S. 45).

3.1.5 „Hybrid Rabbit“

Bei allen in den vorhergehenden Abschnitten beschriebenen Saltationsparadigmen werden Reize einer Modalität (z. B. Druckreize) verwendet. Saltation tritt aber auch auf, wenn Stimuli einer anderen Modalität der Somatosensorik verwendet werden. Beim Paradigma des „hybrid rabbit“ (HR-Paradigma) werden verschiedene Stimulusarten kombiniert, daher der Name „hybrid rabbit“: elektrische mit mechanischen Reizen, Kälte- oder Wärmereize mit mechanischen Reizen (Geldard, 1975, S. 73f.).

Im Unterschied zu den Paradigmen mit rein mechanischer Stimulation kommt es bei den HR-Paradigmen selbst bei einem kleinen ISI (20 ms) nicht zur Koinzidenz von S1 und S2. Die Größe der Fehllokalisation von S1 ist aber ebenfalls abhängig vom ISI zwischen S1 und S2. Die Kennlinien des Zusammenhangs zwischen der S1-Fehllokalisation und dem ISI zwischen S1 und S2 (Saltationskennlinie) entsprechen ansonsten den Kennlinien bei rein mechanischer Reizung. Auch der Zeitbereich, innerhalb dessen zwei Reize unterschiedlicher Modalitäten integrativ verarbeitet werden, d. h. ein Saltationseffekt auftritt, stimmt mit dem bei rein mechanischer Stimulation überein.

Diese Saltationsform verdeutlicht, dass die integrative Verarbeitung zweier Reize über Modalitäten hinweg auftritt und in einem weiteren Schritt sicherlich auch über verschiedene Sinnessysteme hinweg.

3.1.6 Eigenschaften der Stimuli

Geldard und seine Mitarbeiter (Geldard & Sherrick 1972; Geldard & Sherrick, 1978, S. 3) verwendeten zur Untersuchung des Saltationseffekts kurze rechteckige Druckreize mit einer Dauer von 2 ms. Bei einer Reizfläche, die im Durchmesser 6 mm betrug, wurde von den Reizgebern ein Gewicht von 15 gr auf die Haut ausgeübt (Geldard & Sherrick, 1972).

Die Stimulusform hat einen Einfluss auf den Saltationseffekt. Mit kurzen rechteckförmigen Reizen, d. h. mit einer steilen ansteigenden und abfallenden Flanke, tritt der Effekt reliabel und zuverlässig auf, wohingegen bei gedämpften Reizformen der Effekt nicht mehr bei allen Probanden auftritt (Geldard & Sherrick, 1978, S. 3f.). Auch die Reizlänge beeinflusst den Saltationseffekt. Reizlängen von mehr als 50 ms vermindern die Auftretenswahrscheinlichkeit des Effekts (Geldard & Sherrick, 1978, S. 3).

Aus dieser Reizcharakteristik könnte geschlossen werden, dass bei der Reizverarbeitung möglicherweise die Antwort der FA-Afferenzen stärker im Vordergrund steht als die Antwort der SA-Afferenzen. Zwar reagieren zu Beginn und am Ende eines Reizes FA- und SA-Afferenzen, FA-Afferenzen reagieren jedoch bei einer hohen Änderungsrate zu Beginn und am Ende eines Reizes stärker als bei langsamen Änderungsraten (vgl. Greenspan & Bolanowski, 1996). Zudem scheint eine länger andauernde SA-Antwort, wie sie bei längeren Reizen (> 50 ms) auftritt, über die gemeinsame Antwortkomponente zu Beginn und am Ende des Reizes hinaus nicht notwendig zu sein. Allerdings tritt das Phänomen auch mit Wärme- und Kältereizen auf (HR-Paradigma; vgl. Kap. 3.1.5, S. 37). Da die thermozeptiven Afferenzen nicht schnell adaptierend sind, liegt daher der Schluss nahe, dass möglicherweise die Reizdauer und nicht die Änderungsrate des Reizes der entscheidende Faktor ist.

Die wahrgenommene Intensität der Reize hat nach Geldard (1975, S. 57) einen Einfluss auf die Ausprägung der Fehllokalisation von S1. Wird die Intensität von S2 gegenüber der von S1 und S0 gesteigert, wird S1 stärker fehllokalisiert. Die Kraft der Anziehung von S2 wird erhöht (Geldard, 1975, S. 57; Geldard et al., 1981b, S. 12). Größere Intensität von S1 gegenüber S2 und S0 führt nicht zu einer Veränderung der Höhe der Fehllokalisation, sondern zu einer deutlicheren Wahrnehmung des fehllokalisierten Reizes.

3.1.7 Durchführungsmodus

Der Saltationseffekt wurde von Geldard und seinen Mitarbeitern mit unterschiedlichen Methoden untersucht (Geldard, 1975, S. 51ff.; Geldard & Sherrick, 1978, S. 7). In der überwiegenden Mehrzahl der Studien wurde ein Herstellungsverfahren verwendet. Nach Geldard (1975, S. 51) hat die Abfragemethode keinen Einfluss auf die Wahrnehmung der Saltation.

Herstellungsverfahren Bei diesem Verfahren unterliegt die Einstellung der Länge des ISI zwischen S1 und S2 den Probanden. Sie haben die Aufgabe, die Einstellung so vorzunehmen, dass die Fehllokalisation von S1 auf der Strecke zwischen den beiden Reizgebern eine vorher definierte Größe erreicht (Geldard, 1975, S. 51). Diese wird festgelegt, indem auf der Strecke Markierungen angebracht werden. Im Regelfall lagen die Markierungen in den Experimenten von Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975, S. 53; Geldard & Sherrick, 1978, S. 7) bei 25, 50 und 75 % der Strecke zwischen L1 und L2 (s. Abb. 3.8). Das ISI zwischen S1 und S2 ist entweder stufenlos verstellbar oder es werden verschiedene Stufen vorgegeben. Geldard und Sherrick (1978, S. 7) gaben ihren Probanden sieben Stufen vor: 20, 57, 95, 133, 171, 211, 254 ms.

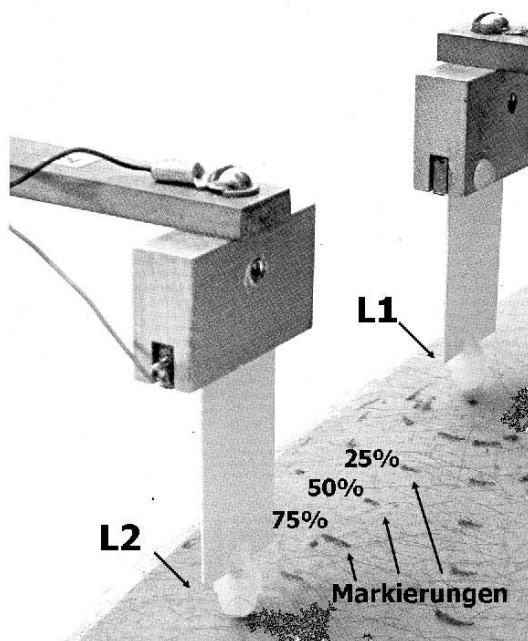


Abbildung 3.8: Experimenteller Aufbau zur Untersuchung der sensorischen Saltation nach Geldard und Sherrick (1986). Dargestellt ist der Unterarm eines Probanden, auf dem die Markierungspunkte angebracht sind, die die Strecke zwischen den beiden Reizgebern unterteilen. Die Reizgeber sind piezokeramische Elemente, die an zwei Trägern befestigt wurden. Modifiziert nach „Raum, Zeit und Tastsinn“ (S. 109) von FA Geldard & CE Sherrick, 1986, *Spektrum der Wissenschaften: Gehirn und Kognition*.

Punktlokalisation Bei dieser Methode wird die subjektiv wahrgenommene Reizposition bei gegebenem ISI zwischen S1 und S2 angezeigt (Geldard, 1975, S. 51). Die Einstellung des ISI unterliegt dem Versuchsleiter und nicht wie beim Herstellungsverfahren dem Probanden. Geldard (1975, S. 51) verwendete verschiedene Verfahren, mit denen die Probanden die Position des Reizortes anzeigten: Deuten auf die Reizposition und Berühren der wahrgenommenen Reizposition.

3.1.8 Saltatorisches Areal

Das saltatorische Areal bezeichnet die maximale Distanz zwischen zwei Reizgebern, bei der sensorische Saltation noch auftritt. Die Ausdehnung des saltatorischen Areals ist abhängig von der Größe des Körperteils (Geldard & Sherrick, 1983). Auf Bauch, Rücken und Oberschenkel ist die Fläche der saltatorischen Areale größer als auf der Handinnenfläche, der Stirn oder den Fingern. Die Ausdehnung der saltatorischen Areale korreliert mit der Größe der Repräsentation in SI (Cholewiak, 1999). Das saltatorische Areal ist umso größer, je kleiner die Repräsentation des Körperteils in SI ist.

Auf den Gliedmaßen haben die saltatorischen Areale in Längsrichtung eine größere Ausdehnung als in der Breite. Sie haben hier eine ovale Form. Auf Stirn, Bauch, Rücken, Handinnenflächen und Fingern ist ihre Form hingegen nahezu rund (Geldard & Sherrick, 1983). Auf dem Rumpf und der Stirn sind die Areale durch die Mittellinie des Körpers scharf begrenzt. Liegen die Reizgeber jeweils links und rechts von der Mittellinie findet keine Saltation statt (s. Abb. 3.9).

Die Ausdehnung des saltatorischen Areals ist weiterhin eine Funktion der Anzahl der S1-Reize. Beim MR-Paradigma mit mehreren S1-Reizen ist die Ausdehnung des saltatorischen Areals gegenüber der beim RR-Paradigma mit nur einem S1-Reiz größer (Geldard & Sherrick, 1986). Die repetitive Stimulation beim MR-Paradigma führt zu einer Ausdehnung der Distanz, über die Reize integriert werden können.

3.1.9 Erklärungsmodelle

Seit der Entdeckung des Saltationsphänomens in den 70er Jahren wurden verschiedene Erklärungsansätze für das Phänomen entwickelt und überprüft (Geldard, 1975; Geldard & Sherrick, 1972; Geldard et al., 1981b, S. 10ff.).

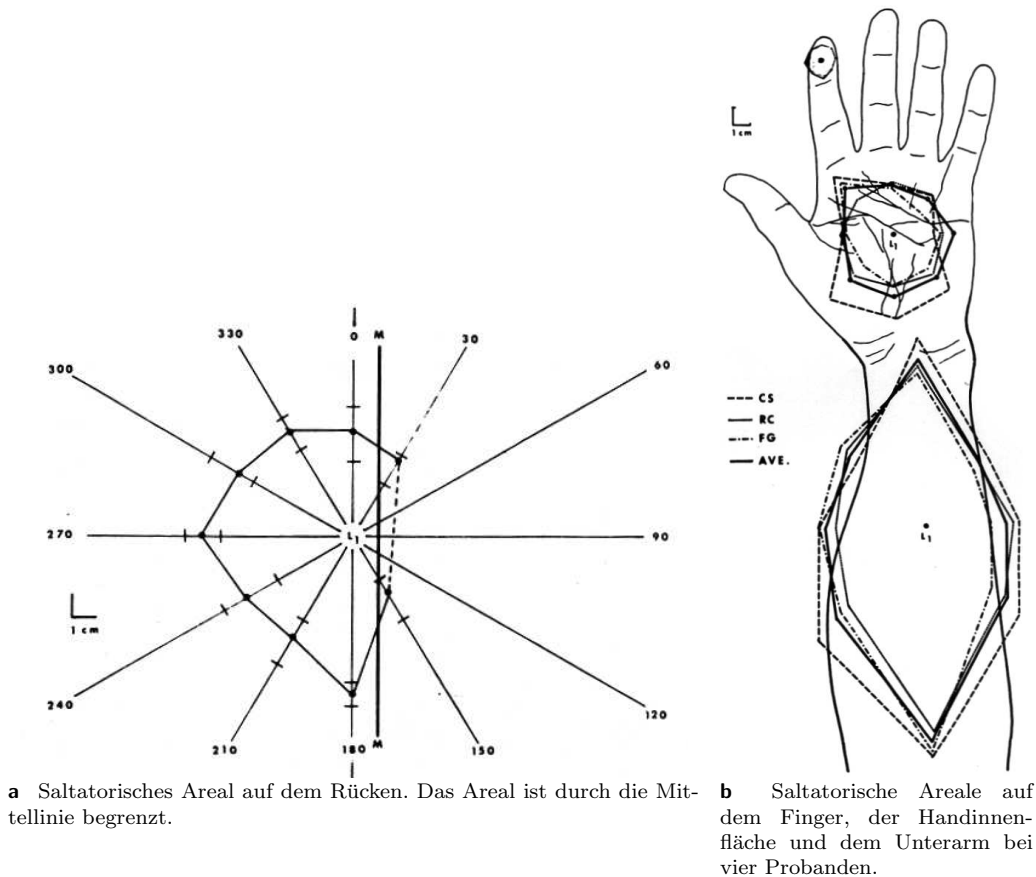


Abbildung 3.9: Ausdehnung der saltatorischen Areale auf verschiedenen Körperarealen. Aus „The mutability of time and space on the skin“ von FA Geldard, 1984, *Journal of the Acoustical Society of America*, 77, S. 236. Wiedergabe mit Genehmigung.

Mechanisches Modell

Eine der ersten Erklärungen beschäftigte sich mit den mechanischen Eigenschaften der Haut. Nach der Applikation von Druckreizen entstehen sich mechanisch ausbreitende wellenförmige Bewegungen in der Haut. Diese wurden als Verursacher der fehllokalisierten Wahrnehmung in Betracht gezogen (Geldard et al., 1981b, S. 10). Eindeutig widerlegt wurde diese Annahme durch den Nachweis, dass sensorische Saltation auch bei elektrokutaner Stimulation auftritt. Zudem wird durch Untersuchungen von Békésy (1967, S. 25ff.) nachgewiesen, dass Inhibitionsprozesse bei der Verarbeitung sensorischer Information die Wahrnehmung solcher „Wanderwellen“ unterdrücken.

Peripheres Nervensystem

Auch eine im peripheren Nervensystem anzusiedelnde Erklärungsmöglichkeit wurde widerlegt. Sensorische Saltation geht nicht auf konvergente Verarbeitung sensorischer Afferenzen innerhalb eines peripheren Nervs zurück, da Saltation auch auftritt, wenn die Reizorte in Versorgungsgebieten unterschiedlicher peripherer Nerven liegen (Geldard et al., 1981b, S. 10f.).

Rückenmark

Die Entstehung der Saltation auf Rückenmarksebene schließen Geldard und seine Kollegen ebenfalls aus (Geldard, 1984; Geldard & Sherrick, 1986). Sie nehmen zentrale Verarbeitungsprozesse an und begründen diese Annahme unter anderem mit dem Auftreten von Saltation im blinden Fleck bei visueller Wahrnehmung (Geldard & Sherrick, 1986; Lockhead et al., 1980). Im taktilen System stellten sie durch lokale Betäubung eines Hautareals eine ähnliche Bedingung her und wiesen nach, dass im betäubten Areal ein fehllokalisierter Reiz wahrgenommen werden kann (Geldard et al., 1981b, S. 11f.). Da der Ergänzungsprozess beim blinden Fleck auf frühe zentrale Verarbeitungsprozesse zurückgeht (Ramachandran, 1993) und nach Ansicht von Geldard und Sherrick (1986) der gleiche Mechanismus bei Saltation auftritt, müssen auch beim Saltationseffekt zentrale Verarbeitungsmechanismen verantwortlich sein.

Frühe kortikale Verarbeitungsstufen

Der Zusammenhang zwischen der Ausdehnung der saltatorischen Areale und der Größe der Repräsentation des entsprechenden Körperteils in SI und die strenge Begrenzung des Effekts durch die Mittellinie sprechen nach Geldard (1984) dafür, dass der Saltationseffekt auf Verarbeitungsmechanismen in SI zurückzuführen ist (s. auch Kap. 3.1.8, S. 40).

Dynamisches neuronales Netzwerkmodell Unterstützt wird diese Annahme durch Wiemer und seine Kollegen (2000), die das Saltationsphänomen auf spezielle Verarbeitungsprozesse spatiotemporaler Information in frühen kortikalen Arealen wie SI zurückführen. Sie gehen wie zuvor erwähnt (s. Kap. 2.1.5, S. 13) davon aus, dass in der neuronalen Karte, die die Topographie der zu repräsentierenden Struktur abbildet, zeitliche in räumliche Information transformiert wird (Wiemer et al., 2000). Folgen zwei räumlich getrennte Stimuli mit einem kurzen ISI (< 200 ms) aufeinander,

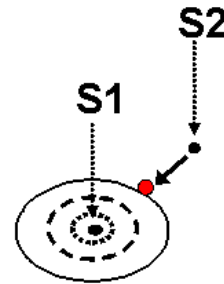
ander, werden die Stimuli integriert, d. h. die repräsentative Distanz zwischen den beiden aktivierten Arealen in SI ist geringer als bei längeren ISI (> 200 ms). Dieser zeitbasierten Veränderung der räumlichen Repräsentation von Reizen im Kortex entspricht die zeitbasierte Veränderung der räumlichen Repräsentation der Reize im taktilen Wahrnehmungsraum bei sensorischer Saltation.

Ein ähnliches neuronales Netzwerkmodell zur Erklärung statischer (Saltation) und dynamischer (Scheinbewegung) spatiotemporaler Effekte entwarfen Cunningham und Waxman (1994). Ihr Netzwerkmodell besteht aus zwei Schichten: einer Diffusions-Schicht („diffusion layer“), in welcher die Information horizontal zu benachbarten Neuronen transferiert wird, und einer kontrastverschärfenden Schicht („contrast-enhancement layer“), in welcher über Inhibitionsmechanismen der salienteste Input verstärkt und weniger saliente neuronale Aktivität unterdrückt wird. Diese beiden Mechanismen können zu einer zeitabhängigen Verschiebung der lokalen Aktivitätsmaxima im neuronalen Netzwerk führen. Cunningham und Waxman (1994) sehen das Saltationsphänomen im Rahmen von illusionären Bewegungsphänomenen, ein Zusammenhang, den Geldard und Sherrick (1972) explizit zurückweisen (vgl. den Abschnitt: Erklärungsmodell in Kap. 3.3.2, S. 59).

Primärer somatosensorischer Kortex Neurobiologische Studien, die eine Veränderlichkeit der Topographie von SI aufgrund spatiotemporaler Stimulation nachweisen, unterstützen die Annahme, dass der Prozess in SI oder zumindest auf einer SI vorgeschalteten sensorischen Verarbeitungsstufe liegt (Wang et al., 1995). Die Topographie der Körperoberfläche in SII ist grober und weniger fein aufgelöst (Disbrow et al., 2000; Ruben et al., 2001). Ginge das Saltationsphänomen auf eine integrative Verarbeitung von Reizen innerhalb dieses Gebiets zurück, hätte dies vermutlich eine größere Ausdehnung der saltatorischen Areale zur Folge.

Aufmerksamkeitseffekte Die nach dem neuronalen Netzwerkmodell von Wiemer und Kollegen (2000) angenommenen Verarbeitungsprozesse in SI erklären die zeitabhängige Modulation der repräsentativen Distanz zwischen den Reizen. Nach Kilgard und Merzenich (1995) besteht die Positionierung der Reize in der Wahrnehmung der Probanden aus einem zweistufigen Prozess, dessen erste Stufe aus der Distanzschätzung besteht (vgl. Kap. 3.1.3, S. 33). Die zweite Stufe beinhaltet die Positionierung der wahrgenommenen Reizstrecke auf der Körperoberfläche und unterliegt dem Einfluss von Aufmerksamkeit. Dies deutet auf die Beteiligung höherer

Abbildung 3.10: Kortikale Verarbeitungsmechanismen bei Saltation entsprechend der Verarbeitung zeitlich assoziierter Reize im neuronalen Netzwerkmodell. Ausgehend vom ersten Stimulus (S1) breitet sich Voraktivierung aus, die sich auf die Repräsentation des zweiten zeitnah vorgegebenen Reizes (S2) auswirkt. Die repräsentative Distanz zwischen den beiden Reizen wird verkürzt. In Anlehnung an „Learning cortical topography from spatiotemporal stimuli“ von J Wiemer et al., 2000, *Biological Cybernetics*, 82, S. 178.



Verarbeitungszentren, z. B. SII und posterior parietalen Regionen (BA5 und 7), hin. Moduliert wird die Aufmerksamkeit durch Lokalisationsreize, durch Instruktionen und durch die räumliche Reizabfolge (Kilgard & Merzenich, 1995).

Für die Annahme einer aufmerksamkeitsabhängigen Positionierung der Reizstrecke sprechen die Ergebnisse von Kilgard und Merzenich (1995), die durch Instruktionen den Fokus der Aufmerksamkeit ihrer Probanden in den einen oder anderen Teil des Reizareals lenkten (vgl. die Erläuterungen zum SR-Paradigma, Kap. 3.1.3, S. 33). Die Positionierung der Reize wurde jeweils in den Teil des Reizareals vorgenommen, auf den der Fokus der Aufmerksamkeit gerichtet war. Unterstützt wird dieses Modell weiterhin durch die Ausprägung des Saltationseffekts beim TR-Paradigma (vgl. Kap. 3.1.4, S. 36). Trotz der Umkehrung der räumlichen Abfolge der Reize beim TR-Paradigma – die drei Reize werden beim TR-Paradigma sukzessive an den Reizorten L1 (S0) - L2 (S1) - L1 (S2) vorgegeben, während die drei Reize beim RR-Paradigma an den Reizorten L1 (S0) - L1 (S1) - L2 (S2) erfolgen – werden bei beiden Paradigmen die zeitlich assoziierten Reize in den Bereich des Reizareals von L2 positioniert. Beim TR-Paradigma fokussierten die Probanden anscheinend ebenso wie beim RR-, URR- und MR-Paradigma den Teil der Reizstrecke in dem L2 lag. RW. Cholewiak (persönl. Mitteilung vom 22.07.2002) begründet dieses Ergebnis in Übereinstimmung mit Kilgard und Merzenich (1995) damit, dass bei den Untersuchungen von Geldard und seinen Mitarbeitern die Probanden trainiert wurden ihre Aufmerksamkeit auf den oberen Teil (L2) der Reizstrecke zu richten (vgl. Kap. 3.1.4, S. 36).

Während die zeitliche Abfolge der Reize die wahrgenommene Distanz zwischen den Reizen sowie die repräsentative Distanz in SI verändert, hat die Modulation der

Aufmerksamkeit die Verschiebung eines Teils der Karte oder des Netzwerkes zur Folge. Die Aufmerksamkeitsfokussierung bei taktiler Wahrnehmung wird durch visuelle Wahrnehmung des Reizareals unterstützt (Tipper et al., 1998). Visuelle und taktile Information wird im posterioren Parietallappen integriert. Die Verschiebung der Karte bzw. ihrer „Koordinaten“ durch Aufmerksamkeitseffekte wird also vermutlich durch diese Region gesteuert. Für diese Annahme spricht auch die Abhängigkeit der Fehllokalisation einzelner Reize vom Winkel der Blicklinie zur Reizfläche (Hamburger, 1980; s. Kap. 2.2.3, S. 22).

Präattentive Verarbeitungsprozesse Bachmann (1999) erklärt verschiedene spatiotemporale Phänomene mit einem zweistufigen Verarbeitungsprozess. Im ersten Schritt wird die spezifische sensorische Information (Reizort, Dauer etc.) mit hoher Präzision auf einer vorbewussten Stufe kortikal detektiert. Bewusste Wahrnehmung benötigt dann einen zweiten aufmerksamkeitsspezifischen Prozess. Dieser ist langsamer als der erste (ca. 50–150 ms). Trifft ein zweiter Reiz innerhalb dieser Periode ein, kommt es zu spezifischen Interaktionen zwischen den beiden Reizen. Bewusst (d.h. im Arbeitsgedächtnis gespeichert) wird das Resultat der Interaktion zwischen den beiden Reizen. Der zweite Reiz wird gegenüber dem ersten dominant. Da der aufmerksamkeitsspezifische Prozess schon aktiv ist, wird die Aufmerksamkeit vom ersten zum zweiten Reiz verlagert.

Dieses Modell von Bachmann (1999) hat gegenüber dem neuronalen Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) keine Vorteile und wird an dieser Stelle nur aus Gründen der Vollständigkeit erwähnt. Auch im Modell von Bachmann (1999) wird ein neuronaler Modulationsprozess benötigt, um systematische Fehllokalisationseffekte, wie sie bei der Saltation auftreten, zu erklären.

3.2 Tau-Effekt

Ebenso wie beim Saltationseffekt beeinflusst auch beim Tau-Phänomen die zeitliche Abfolge von Reizen ihre wahrgenommene räumliche Anordnung. Der Abstand zwischen zwei Reizen wird bei einem langen ISI gegenüber dem identischen Abstand bei kurzem ISI als größer wahrgenommen. Im taktilen System wurde dieser Effekt zuerst von Gelb (1914) beschrieben. Helson und King (1931) nannten diese Raum-Zeit-Interaktion Tau-Effekt. Auf dem Hintergrund der zum damaligen Zeitpunkt populären Relativitätstheorie von Einstein leiteten sie ihren Artikel mit folgenden

Worten ein:

Die physikalische Theorie der Relativität lehrt uns, dass Raum und Zeit untrennbar verknüpft sind. Alles was Physiker tun können, ist es, uns diesen Zusammenhang abstrakt zu verdeutlichen. Im Bereich der Psychologie hingegen ist es möglich, die Abhängigkeit von Raum und Zeit direkt spürbar zu machen¹(Übersetzung durch die Autorin; Helson & King, 1931, S. 202).

Trotz dieses Enthusiasmus und obwohl der Tau-Effekt schon seit mehr als 70 Jahren bekannt ist, finden sich nur wenige Studien zu diesem Phänomen. Eine Übersicht bietet Cholewiak (1999).

3.2.1 Klassisches Tau-Paradigma

Die Versuchsanordnung von Helson und King (1931) wird im Folgenden als „klassisches“ Tau-Paradigma bezeichnet. Auf einer geraden Strecke des Unterarms werden drei punktförmige Druckreize nacheinander an verschiedenen Positionen (L1, L2, L3) mit verschiedenen Abständen ($D1 = L1-L2$, $D2 = L2-L3$) und ISI ($ISI(1)$, $ISI(2)$) dargeboten. Die Probanden haben die Aufgabe, die beiden Strecken D1 und D2 zu vergleichen (größer, gleich, kleiner). Gereizt wird sowohl ventral als auch dorsal. Die Abfolge wechselt zwischen proximal-distal und distal-proximal.

In der Anordnung von Helson und King (1931) beträgt die Reizdauer 100 ms. Die Strecken D1 und D2 sind zwischen 30 und 80 mm lang (vgl. Abb. 3.11). $ISI(1)$ ist für die Referenzstrecke D1 mit 500 ms festgelegt. $ISI(2)$ variiert von 200–500 ms.

Bei gleichen ISI ($ISI(1) = ISI(2)$) werden die Unterschiede zwischen den Strecken bis zu einer räumlichen Differenz von 10 mm korrekt wahrgenommen. Ist $ISI(1)$

¹Relativität in der Physik und in der Psychophysiologie haben außer der Beschreibung eines Zusammenhangs zwischen Raum- und Zeit-Bedingungen nichts miteinander gemeinsam. Dies war auch Helson und King (1931) bewusst, trotz der etwas reißerischen Einleitung ihres Artikels. Beim Tau-Effekt handelt es sich um ein Wahrnehmungsphänomen, bei dem die räumliche Distanz zwischen zwei taktilen Reizen umso mehr unterschätzt wird, je kürzer das ISI zwischen beiden ist. Das Phänomen ist auf Verarbeitungsprozesse zurückzuführen, bei der die Information über die zeitliche Reizabfolge in räumliche Information transformiert wird. Die Relativitätstheorie in der Physik hingegen beschreibt die Tatsache, dass das Licht eine endliche Geschwindigkeit c besitzt und Information niemals schneller als das Licht transportiert werden kann. Somit ist ein Blick hinaus in den (Orts)Raum immer auch ein Blick zurück in der Zeit. In diesem Sinne spannen die räumlichen Koordinaten x , y , z und die Zeit t einen vierdimensionalen Raum (x , y , z , $c*t$) auf (Kommentar bezüglich der Relativitätstheorie von M. Amann, 25.02.03).

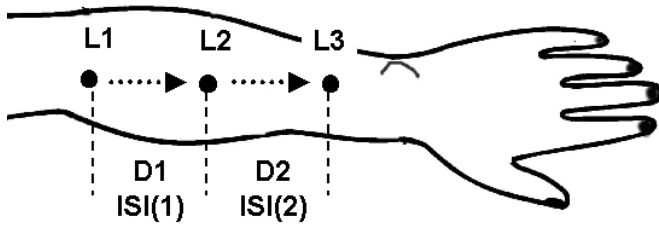


Abbildung 3.11: Experimentelles Paradigma beim klassischen Tau. In sukzessiver Reihenfolge werden bei Reizort L1, L2 und L3 Stimuli vorgegeben. Verglichen wird die geschätzte Distanz D1 mit D2 bei gegebenem Zeitintervall ISI(1) und ISI(2).

größer als ISI(2), muss D1 deutlich kleiner als D2 sein, damit die beiden Strecken als gleich lang wahrgenommen werden. Helson und King (1931) postulieren ein annähernd reziprok proportionales Verhältnis von ISI(1)/ISI(2) zu D1/D2.

$$\text{ISI}(1) > \text{ISI}(2): [D1_{\text{Urteil}} = D2_{\text{Urteil}}] \rightarrow [D1_{\text{objektiv}} < D2_{\text{objektiv}}]$$

$$\text{ISI}(1) = \text{ISI}(2): [D1_{\text{Urteil}} = D2_{\text{Urteil}}] \rightarrow [D1_{\text{objektiv}} = D2_{\text{objektiv}}]$$

$$\text{ISI}(1) < \text{ISI}(2): [D1_{\text{Urteil}} = D2_{\text{Urteil}}] \rightarrow [D1_{\text{objektiv}} > D2_{\text{objektiv}}]$$

Mit abnehmender Differenz zwischen den ISI tritt der Tau-Effekt nicht mehr auf.

3.2.2 Reduziertes Tau-Paradigma

Helson und King (1931) untersuchten auch eine reduzierte Form des Tau-Paradigmas mit nur zwei Reizorten. In dieser Anordnung wird die Strecke D1 von L1 nach L2 vorgegeben. D2 wird in umgekehrter Richtung von L2 nach L1 vorgegeben (s. Abb. 3.12). Variiert werden die ISI mit zwei Abstufungen, wobei das Verhältnis von ISI(1) zu ISI(2) jeweils gleich bleibt:

$$\text{ISI}(1) = 1000 \text{ ms} \leftrightarrow \text{ISI}(2) = 400 \text{ ms}$$

$$\text{ISI}(1) = 250 \text{ ms} \leftrightarrow \text{ISI}(2) = 100 \text{ ms}$$

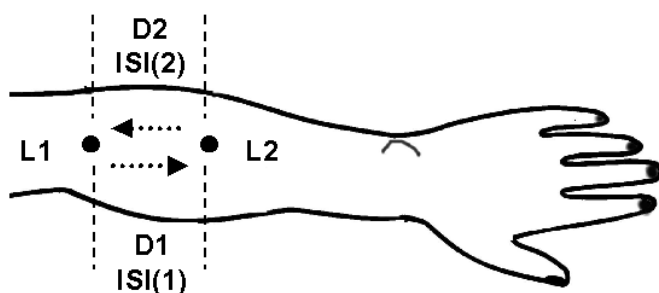


Abbildung 3.12: Experimentelles Paradigma beim reduzierten Tau. Drei Stimuli werden in sukzessiver Reihenfolge bei Reizort L1, L2 und L1 vorgegeben. Verglichen wird die geschätzte Distanz D1 mit D2 bei gegebenem Zeitintervall ISI(1) und ISI(2).

Helson und King (1931) untersuchten mit dieser Anordnung nur zwei Probanden. Die Ergebnisse sind nicht so eindeutig wie bei der klassischen Anordnung. Der Effekt

scheint variabler zu sein und nicht bei allen Messwiederholungen aufzutreten. In einigen Fällen gaben die Probanden an, dass sie den ersten und dritten Reiz nicht am gleichen Reizort wahrgenommen hatten. Daraus lässt sich ableiten, dass mindestens einer der beiden Reize fehllokalisiert wurde. Zum Teil tritt die Wahrnehmung eines weiteren Reizes auf, der sich qualitativ von den drei anderen Reizen unterscheidet. Helson und King (1931) folgern aus diesen Ergebnissen, dass der Tau-Effekt auf räumliche Kompressions- oder Fehllokalisationseffekte zurückzuführen ist, die in Abhängigkeit vom ISI auftreten.

Die Fehllokalisation und der zusätzlich beobachtete Reiz geben einen Hinweis auf die später von Geldard und Sherrick (1972) untersuchten saltatorischen Effekte (vgl. Kap. 3.1, S. 29ff.). Das reduzierte Tau-Paradigma ist bezüglich der räumlichen und zeitlichen Reizanordnung vergleichbar mit dem TR-Paradigma („tibbar“; s. Kap. 3.1.4, S. 36). Auch beim RR-Paradigma („reduced rabbit“) werden die Reize mit einer ähnlichen zeitlichen Abfolge vorgegeben. Allerdings ist die räumliche Abfolge eine andere (s. Kap. 3.1.2, S. 31). Bei allen drei Paradigmen ist das ISI zwischen erstem und zweitem Reiz im Verhältnis zum ISI zwischen zweitem und drittem Reiz deutlich länger.

räumliche Anordnung: Saltationsparadigma „reduced rabbit“: $L1 \rightarrow L1 \rightarrow L2$
Saltationsparadigma „tibbar“: $L1 \rightarrow L2 \rightarrow L1$
reduziertes Tau-Paradigma: $L1 \rightarrow L2 \rightarrow L1$
zeitliche Anordnung: $ISI(1) > ISI(2)$

Saltation- und Tau-Paradigmen unterscheiden sich hauptsächlich in der Aufgabenstellung. Während bei Saltation die Reize lokalisiert werden müssen, besteht die Aufgabe beim Tau-Paradigma in einer Streckenschätzung (Cholewiak, 1999). Trotz der unterschiedlichen Aufgaben werden aber offensichtlich auch beim Tau-Paradigma die Reize lokalisiert, obwohl die Aufgabe dies nicht erfordert. Daher ist fraglich, ob es sich bei Saltation und Tau tatsächlich um unterschiedliche Phänomene handelt (s. auch Cholewiak, 1999).

3.2.3 Erweitertes Tau-Paradigma

Lechelt und Borchert (1977) untersuchten den Tau-Effekt mit einer Reizanordnung von vier Reizen. Die beiden Strecken ($D1 = L1-L2$; $D2 = L3-L4$) werden getrennt

auf den beiden Unterarmen vorgegeben (s. Abb. 3.13). In der klassischen Anordnung (s. Abb. 3.11) nach Helson und King (1931) dient der mittlere Reizort (L2) gleichzeitig als Endpunkt der ersten Strecke (D1) und als Anfangspunkt der zweiten Strecke (D2). Da sich bei dieser Anordnung die Fehllokalisation des mittleren Reizes auf beide Streckenschätzungen auswirken kann, entwickelten Lechelt und Borchert (1977) das erweiterte Tau-Paradigma mit zwei unabhängigen Strecken.

Beim erweiterten Tau-Paradigma wird D1 als Referenzstrecke definiert und D2 als Zielstrecke. Erhoben werden die Vergleichsurteile: länger, kürzer und gleich. Bei gegebenem ISI wird D2 sukzessive verändert, bis das Vergleichsurteil der Probanden „gleich“ lautet (Lechelt & Borchert, 1977).

In der Anordnung von Lechelt und Borchert (1977) werden die ISI zwischen 200 und 800 ms variiert. Die Länge von D1 beträgt konstant 100 mm. Strecke D2 wird in Abhängigkeit von den Vergleichsurteilen verändert.

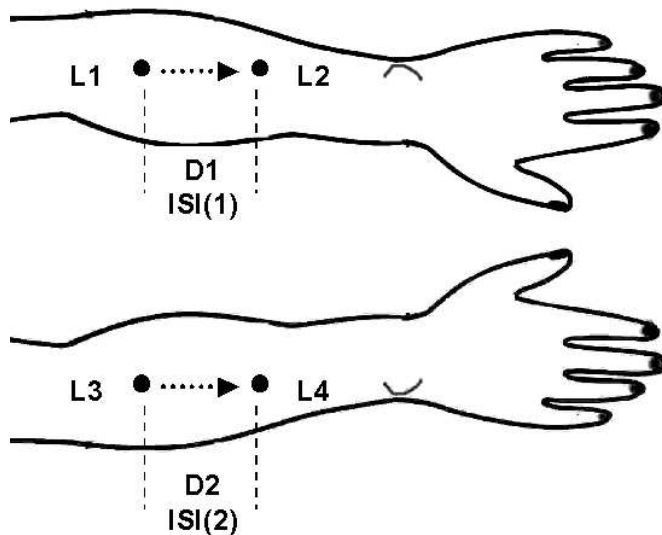


Abbildung 3.13: Experimentelles Paradigma beim erweiterten Tau. Jeweils ein Reizpaar wird auf jedem Unterarm bei den Positionen L1, L2, L3 und L4 vorgegeben. Verglichen wird die geschätzte Strecke D1 mit D2 bei gegebenem Zeitintervall ISI1 und ISI2.

Lechelt und Borchert (1977) bestätigen das Auftreten des Tau-Effekts. Die Strecken werden in Abhängigkeit vom ISI über- oder unterschätzt. Anders als bei den Ergebnissen von Helson und King (1931) ist in ihren Daten das Verhältnis von ISI(1) und ISI(2) nicht perfekt reziprok zum Verhältnis von D1 zu D2. Ist zum Beispiel ISI(1) 4-mal so lang wie ISI(2), muss D2 nur 1.5-mal länger sein als D1, damit beide Abstände als gleich lang empfunden werden.

3.2.4 Erklärungsmodell

Der Tau-Effekt tritt ebenso wie das Saltationsphänomen im taktilen, auditorischen und visuellen System auf (Helson & King, 1931). Dies spricht für die Annahme eines allgemeinen Verarbeitungsprinzips raum-zeitlicher Information.

Vergleich mit anderen spatiotemporalen Phänomenen

Das Auftreten eines illusionären Reizes beim reduzierten Tau-Paradigma (vgl. Kap. 3.2.2, S. 47), d. h. die Wahrnehmung eines Stimulus an einer Stelle, an der keine Reizung stattgefunden hat, erinnert an das Saltationsphänomen (vgl. Kap. 3.1, S. 29). Die verzerrte Wahrnehmung von räumlichen Distanzen in Abhängigkeit vom ISI geht auch beim Tau-Effekt mit der Fehllokalisation einzelner Reize einher. Dies entspricht dem Ergebnis von Green (1982), der dies bei der Distanzwahrnehmung ebenfalls feststellt (s. Kap. 2.2.4, S. 24). Die Parallelen zu Paradigmen, mit denen die Distanzwahrnehmung untersucht wird, sind offensichtlich. Im Unterschied zu diesen Paradigmen wird beim Tau-Effekt neben den Distanzschätzungen noch ein Vergleich der Distanzen und damit eine andere Gedächtnisleistung verlangt.

Bei allen diesen Phänomenen – Saltation, Kompressionseffekt bei Distanzwahrnehmung und Tau-Effekt – tritt ein monotoner Zusammenhang zwischen dem ISI und der Einschätzung der Distanz bzw. der Fehllokalisation eines Reizes auf (vgl. Cholewiak, 1999). Allerdings ist der Einfluss des ISI auf die jeweilige Schätzgröße – Lokalisation, Distanzschätzung und Distanzvergleich – unterschiedlich. Während bei der Saltation und dem Tau-Effekt kleine Änderungen des ISI einen großen Effekt auf die räumliche Wahrnehmung haben, muss bei der Distanzwahrnehmung die Änderung des ISI größer sein, um einen vergleichbar großen Effekt zu erzielen (Überblick bei Cholewiak, 1999).

Unterschiede bestehen auch bezüglich des ISI-Bereichs, innerhalb dessen eine zeitabhängige Variation der Schätzgrößen zu beobachten ist. Saltation und der Kompressionseffekt bei der Distanzwahrnehmung treten in einem Bereich von 20–320 ms auf (Geldard et al., 1981b, S. 16). Der Tau-Effekt hingegen wurde bei ISI bis zu 3000 ms nachgewiesen (Russo & Dellantonio, 1989). Zudem scheint für das Auftreten des Tau-Effekts das subjektiv wahrgenommene und nicht das physikalische ISI entscheidend zu sein. Russo und Dellantonio (1989) replizierten den Tau-Effekt und modellierten die wahrgenommene Länge der ISI mittels der Filled-Duration-Illusion (s. Kap. 2.2.5, S. 26). Bei dieser Illusion wird die wahrgenommene Dauer eines ISI

durch zusätzliche Reize im Zeitintervall verlängert (Rammsayer, 1992). Der Tau-Effekt tritt in der Untersuchung von Russo und Dellantonio (1989) in Abhängigkeit von der wahrgenommenen Länge des ISI auf. Von zwei Strecken, die beide mit identischen ISI präsentiert werden, wird die Strecke als länger eingeschätzt, bei der das subjektiv wahrgenommene ISI durch die Filled-Duration-Illusion verlängert wurde. Eine vergleichbare Untersuchung mit anderen spatiotemporalen Phänomenen gibt es bisher nicht.

Tau-Effekt als heterogenes Phänomen

Möglicherweise handelt es sich beim Tau-Effekt um ein heterogenes Phänomen. Bei ISI bis ungefähr 300 ms² beruht die Fehleinschätzung der Distanz auf Verarbeitungsmechanismen, die auch bei Saltation und Distanzwahrnehmung wirksam werden. Zwei zeitlich eng assoziierte, räumlich getrennte Reize werden in der Wahrnehmung und in der neuronalen zentralen Repräsentation bei ISI < 300 ms integriert. Das Auftreten des Tau-Effekts bei ISI > 300 ms, bei denen keine integrativen Verarbeitungsprozesse mehr angenommen werden, kann durch verschiedene Faktoren erklärt werden.

Gedächtniseffekte Einer der einflussnehmenden Faktoren sind Gedächtniseffekte. Nach Rammsayer (1992) beruht die abgerufene Information bei kurzen ISI bis zu 300 ms auf der ursprünglichen (unanalysierten) sensorischen Information. Bei längeren ISI muss zumindest der erste Reiz in einer verarbeitungsintensiveren Gedächtnisform gespeichert werden, ähnlich dem echoischen Gedächtnis nach Cowan (1984). Beim Vergleich zweier Strecken, der bei den Tau-Paradigmen verlangt wird, muss daher mindestens eine der beiden Strecken in einer analysierten Form gespeichert werden und Prozesse zur Reduktion bzw. zur Extraktion der relevanten Information abgelaufen sein. Unterschiede in der Distanzwahrnehmung könnten daher durch einen kognitiven Prozess ausgelöst werden, bei dem sich die Probanden beim Vergleich der Strecken am salientesten Unterschied, den Zeitintervallen, orientieren.

²Bei der Angabe, bis zu welchem ISI eine Interaktion zwischen zwei Reizen auftritt, gibt es keine eindeutige Übereinstimmung. Beim Saltationsphänomen und der Distanzwahrnehmung wird ein Einfluss des ISI auf die räumliche Wahrnehmung bis ca. 300 ms angenommen (Geldard & Sherrick, 1972; Geldard et al., 1981a, S. 13 und 1981b, S. 16; Green, 1982). Bezüglich der neuronalen Mechanismen, die diesen Phänomenen zugrunde liegen, gehen Wiemer et al. (2000) davon aus, dass Reize mit einem ISI bis zu 200 ms integrativ verarbeitet werden.

Anti-Tau-Effekt Unterstützt wird diese Vermutung durch Untersuchungen bezüglich des Einflusses unterschiedlicher Hinweisreize auf die Schätzung der Distanzen beim Tau-Effekt (Matsuda, Matsuda & Kojima, 2000). Wird die Geschwindigkeit der Reizabfolge als Hinweisreiz verwendet, werden die Distanzen mit dem kürzeren ISI überschätzt (Anti-Tau-Effekt). Die Untersuchungen dieses Effekts wurden von Matsuda et al. (2000) nur mit langen ISI (> 500 ms) durchgeführt, um zu verhindern, dass die Wahrnehmung von Scheinbewegung auftritt. Die unterschiedliche Repräsentation von Strecken im Wahrnehmungsraum in Abhängigkeit vom gewählten Wahrnehmungskonzept, Geschwindigkeit oder Zeitintervall, verdeutlicht die Anpassungsfähigkeit der Verarbeitung sensorischer Informationen. Fraglich ist, wie sich diese Konzeptbildung auf die integrativen Verarbeitungsmechanismen bei $ISI < 300$ ms auswirken. Mit hoher Wahrscheinlichkeit passt sich das neuronale Netzwerk dem jeweiligen Konzept an, so dass die Reize dann tatsächlich innerhalb einer anderen raum-zeitlichen Karte repräsentiert werden. Dies könnte auch erklären, warum der raum-zeitliche Zusammenhang bei unterschiedlichen Aufgabenstellungen der spatiotemporalen Illusionen – Distanzschätzung, Lokalisation und Distanzvergleich – jeweils leicht differiert (Cholewiak, 1999).

Die Ergebnisse von Matsuda et al. (2000) widersprechen einfachen algebraischen Modellen wie dem von Jones & Huang (1982), die das Auftreten des Tau-Effekts damit erklären, dass die Probanden die Schätzung basierend auf ihren Erfahrungen mit den funktionellen Relationen zwischen Distanz, Zeit und Geschwindigkeit vornehmen. Nach dem Modell dieser Autoren legen die Probanden den Distanzschätzungen Urteile über die Geschwindigkeit zugrunde. Dieses Modell ist aber als zu einfach zurückzuweisen und ist zudem durch das Auftreten des Anti-Tau-Effekts, bei dem explizit bei den Schätzurteilen die Geschwindigkeit als Hinweisreiz in den Vordergrund gestellt wird, widerlegt.

3.3 Andere taktile Illusionen

3.3.1 Békésy-Effekt

Von Békésy (1957a) Hauptinteresse galt dem Verständnis der physiologischen Mechanismen des Richtungshörens und deren Abhängigkeit von Frequenz-, Lautheits- und Zeitdifferenzen. Durch vergleichende Untersuchungen der somatosensorischen und der auditiven Wahrnehmung versuchte er die Funktionsweise des Corti-Organ

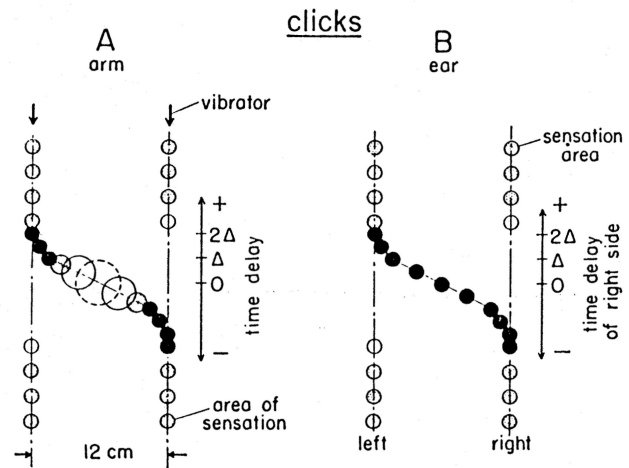
besser zu verstehen. Die Haut diente ihm als Modell, in dem er eine Vielzahl der speziellen Eigenheiten des Corti-Organs nachgebildet sah.

Insbesondere interessierte er sich für das Phänomen des „Drehtons“, bei dem ein illusionärer Ton zwischen zwei räumlich getrennten Reizquellen von einer Seite zur anderen wandert, wenn eine Frequenzdifferenz zwischen den beiden Tönen vorliegt (von Békésy, 1957a, 1957b).

Von Békésy (1967, S. 91ff.) wies eine entsprechende Wahrnehmung in der Somatosensorik nach. Werden auf der Haut an getrennten Positionen innerhalb eines Körperareals zwei Vibrationsreize entweder synchron oder asynchron mit einer geringen Zeitdifferenz ($ISI < 20$ ms) vorgegeben, werden sie zu einer gemeinsamen Sensation integriert. Die wahrgenommene Position der integrierten Sensation ist dabei abhängig vom Zeitintervall zwischen den Vibrationsreizen (s. Abb. 3.14; von Békésy, 1959, 1967). Besteht keine Zeitverzögerung ($ISI = 0$ ms) zwischen den Vibrationsreizen, d. h. die Reizgeber vibrieren beide synchron, wird die integrierte Sensation in die Mitte lokalisiert. Mit zunehmender Zeitdifferenz (die Reizgeber vibrieren asynchron) wird die integrierte Sensation immer stärker in Richtung des Reizgebers lokalisiert, der den Vibrationsreiz zuerst erhält (von Békésy, 1967, S. 90ff.). Sobald der integrierte illusionäre Reiz wahrgenommen wird, tritt unabhängig von dessen Position keine Wahrnehmung mehr an den physikalischen Reizorten auf. Untersucht wurde das Phänomen bisher von Békésy (1967) hauptsächlich mit Frequenzen zwischen 50 und 100 Hz, wobei die Bandbreite der Frequenzen, bei denen das Phänomen auftritt sicherlich breiter ist. Die Position der integrierten Wahrnehmung kann zudem auch durch Intensitäts- und Frequenzdifferenzen zwischen den Reizgebern moduliert werden.

Wahrnehmungen außerhalb des Körpers Von Békésy (1967, S. 220ff.) produzierte mit dieser Illusion auch Sensationen außerhalb des Körpers, indem er jeweils einen der beiden Vibrationsreize auf zwei benachbarten Fingern vorgab. Werden die Finger gespreizt, wird die integrierte Sensation zwischen beiden wahrgenommen. Ebenso tritt eine Wahrnehmung außerhalb des Körpers auf, wenn die beiden Vibrationsreize auf den Knien vorgegeben und diese gespreizt werden (von Békésy, 1964, 1967, S. 220ff.). Für diese Wahrnehmung ist jedoch Übung notwendig. Der fehllokalisierte Reiz springt in der Wahrnehmung zunächst von einem Knie zum anderen. Im Verlauf des Trainings gelingt es dann, die fehllokalisierte Wahrnehmung in den extrakorporalen Raum zu verlegen. Leider berichtet von Békésy nicht, ob

Abbildung 3.14: Békésy-Effekt im taktilen und auditiven System. Effekt von Zeitdifferenzen zwischen zwei Vibrationsreizen auf deren Lokalisation: **A** taktile Reize auf der Haut, **B** auditive Reize im auditiven Wahrnehmungsraum. Die beiden Reize werden bei synchroner und asynchroner Stimulation zu einem einzigen Perzept integriert, welches in Abhängigkeit von der Zeitdifferenz ($ISI < 20\text{ ms}$) räumlich zwischen die beiden Reizgeber lokalisiert wird. Aus *Sensory Inhibition* (S. 90) von G Békésy, ©1967 Princeton University Press. Wiedergabe mit Genehmigung.



es aufgrund dieser Sensation auch zu einer Veränderung des Körperbildes kommt, z. B. in Form einer verändert wahrgenommen Position der Knie oder deren Ausdehnung. Eine kurzfristige Veränderung des Körperbildes aufgrund der Verlagerung von Körpersensationen in den extrakorporalen Raum berichten Ramachandran und Hirstein (1997). Ihnen gelang es, eine somatosensorische Illusion herzustellen, bei der der Proband eine „Phantom-Nase“ bzw. eine deutlich verlängerte Nase wahrnimmt. Wird der Finger eines Probanden so geführt, dass er über die Nase einer vor ihm stehenden Person in einem möglichst unregelmäßigen unvorhersehbaren Rhythmus streicht und werden gleichzeitig über seine Nase vollkommen synchron dazu die gleichen streichenden Bewegungen vom Versuchsleiter durchgeführt, wächst die Nase des Probanden in der Wahrnehmung bis zu seinem Finger bzw. der Nase seines Vordermannes.

Erklärungsmodell

Wahrnehmungen außerhalb des Körpers Von Békésy (1967, S. 221) erklärt die Verlagerung des subjektiv wahrgenommenen Reizortes in den extrapersonalen Raum auf dem Hintergrund der für das visuelle und auditive System üblichen Verlagerung der wahrgenommenen Position der Sensation vom psychophysiologischen Reizort auf der Retina oder im Corti-Organ in den extrapersonalen Raum. Er geht davon aus, dass die Verlagerung des subjektiv wahrgenommenen Reizortes in den extrapersonalen Raum im visuellen und auditiven System in der kindlichen Entwicklung gelernt wird. Im somatosensorischen System kann eine externale Projektion von Hautsen-

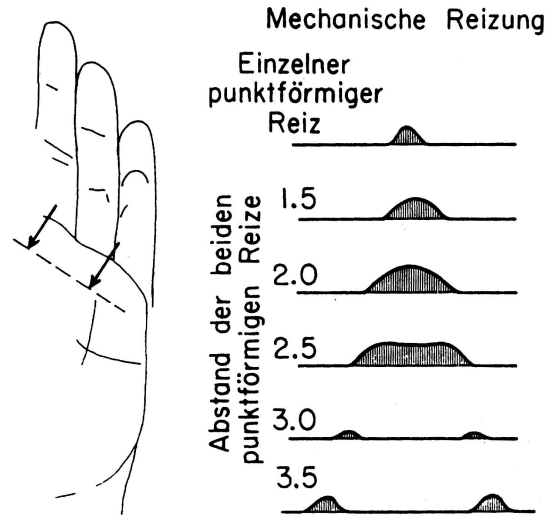
sationen nach von Békésy (1967, S. 221f.) mittels seines Stimulusprotokolls ebenso erlernt werden. Eine übungsabhängige externale Projektion von taktiler Wahrnehmung findet z. B. auch beim Schreibenlernen statt. Die Hautsensation der Fingerspitzen wird in die Spitze des Bleistiftes projiziert.

Integrative Verarbeitung von Reizen aufgrund von lateraler Inhibition Nach von Békésy (1959, 1964) liegen dem Phänomen der Integration zweier Reize zu einer einzigen Wahrnehmung und deren Fehllokalisation im somatosensorischen und auditiven System der gleiche Verarbeitungsmechanismus des Nervensystems zugrunde: *laterale Inhibition*. Bei lokaler Erregung wird die Umgebung gehemmt. Hierbei vertritt von Békésy (1959, 1964) die Ansicht, dass die Hemmung nicht nur auf einen kleinen Bereich der Umgebung eines aktivierten Areals beschränkt ist, sondern weitreichende Auswirkungen hat. Beispielsweise werden die sich von einem mechanisch stimulierten Hautareal ausbreitenden Wanderwellen gehemmt, so dass sie keine Wahrnehmung hervorrufen (von Békésy, 1964). Ebenso nimmt man auf einer vibrierenden Plattform stehend die Vibration nur in den Füßen wahr, obwohl der ganze Körper in Schwingung versetzt wird (von Békésy, 1964). Die Wahrnehmung der Vibration oberhalb der Füße wird gehemmt.

Ein Nachweis dieser Hemmungserscheinungen gelingt mit dem Untersuchungsprotokoll der Zweipunktschwelle. Werden zwei von-Frey-Haare mit einer Distanz, die kleiner ist als die Zweipunktschwelle, gleichzeitig aufgesetzt, resultiert eine einzige Druckwahrnehmung, die intensiver und räumlich ausgedehnter ist als bei Reizung mit einem einzelnen Haar (*Summation*). Ab einem bestimmten Abstand werden dann beide Reize wahrgenommen, wobei die wahrgenommene Intensität beider Druckempfindungen zusammen schwächer ist als bei einem einzelnen Reiz (*Inhibition*). Nach von Békésy (1964) kann man mit einem bestimmten Abstand bei gleichzeitigem Niederdrücken der Reizgeber erreichen, dass sich beide Reize gegenseitig aufheben und keine Wahrnehmung resultiert (s. Abb. 3.15). Beide Reize fallen jeweils in die *Hemmungszone* des anderen Reizes. Die Ausdehnung der Hemmungszone hängt von der Intensität der Reize ab. Auf der Hand beträgt diese Distanz für Reize mit von-Frey-Haaren ungefähr 30 mm.

Positionierung der Wahrnehmung Die Integration zweier Reize zu einer einzigen Wahrnehmung findet bei Zeitverzögerungen bis zu 20 ms statt. In diesem Bereich liegt auch das zeitliche Auflösungsvermögen in der taktilen Wahrnehmung (s. Kap.

Abbildung 3.15: Effekt lateraler Inhibition auf die Wahrnehmung zweier Druckreize bei unterschiedlichen Abständen. Bei einem Abstand von ca. 3 cm fallen zwei Druckreize jeweils in die Hemmzone des anderen Reizes und heben sich gegenseitig auf. Aus „Die gegenseitige Hemmung von Sinnesreizen bei kleinen Zeitdifferenzen“ von G von Békésy, 1964, *Naturwissenschaftliche Rundschau*, 17, S. 201. Wiedergabe mit Genehmigung.



2.2.5, S. 26). Die Positionierung bei gleichzeitiger Stimulation ist abhängig von der räumlichen Distanz zwischen den Reizgebern. Bis zu einer bestimmten Distanz wird die integrierte Sensation in den Raum zwischen die Reizgeber verlagert. Bei größeren Distanzen werden die beiden Empfindungen zwar ebenfalls noch zu einem Perzept integriert, welches unter einem der beiden Reizgeber wahrgenommen wird. Allerdings macht von Békésy (1964) für diese Wahrnehmung keine neuronalen Inhibitionsprozesse verantwortlich, sondern eine begrenzte räumliche Aufmerksamkeitsspanne.

Relevante zerebrale Strukturen Nach von Békésy (1967, S. 44) ist für die Integration zweier räumlich getrennter Reize eine Kombination von inhibitorischen Prozessen auf verschiedenen Verarbeitungsebenen verantwortlich, unter anderem auf Ebene des Rückenmarks und von SI. Vergleichende Untersuchungen psychophysikalischer Eigenschaften der Haut und neurophysiologischer Charakteristiken der mechanozeptiven Afferenzen bestätigen dies (Gardner & Spencer, 1972a; 1972b).

Der Békésy-Effekt lässt sich ebenso wie das Saltationsphänomen im Rahmen des neuronalen Netzwerkmodells von Wiemer et al. (2000) erklären (s. Kap. 2.1.5, S. 13). Die zwei räumlich getrennten Reize werden aufgrund der sehr geringen zeitlich verzögerten Präsentation räumlich soweit integriert, dass die Schwelle des räumlichen Auflösungsvermögens unterschritten wird und eine einzelne Sensation resultiert.

Aufmerksamkeitseffekte Die Positionierung der Empfindung ist abhängig von Aufmerksamkeitseffekten (Kilgard & Merzenich, 1995). Die durch top-down-Prozesse

modulierbare Positionierung der integrierten Sensation findet ihren Ausdruck auch in dem übungsabhängigen Effekt der Verlagerung dieser Sensation in den extrakorporalen Raum. Diese Leistung muss klar getrennt werden von der Integration der Stimuli zu einer Sensation. Während die integrative Verarbeitung auf frühe Verarbeitungsstufen im somatosensorischen System zurückgeht, ist die Verlagerung der Empfindung in den extrapersonalen Raum eine Leistung höherer Verarbeitungsebenen.

3.3.2 Scheinbewegung

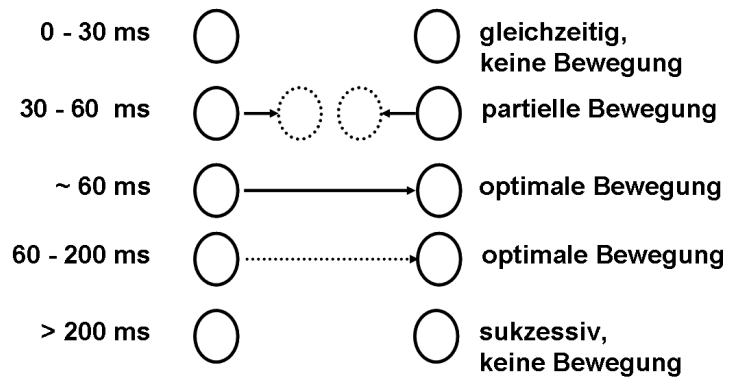
Mit Scheinbewegung wird eine spatiotemporale Illusion bezeichnet, bei der eine Bewegung zwischen zwei räumlich getrennten, zeitlich aufeinander folgenden Objekten wahrgenommen wird. Im visuellen System wurde dieses Phänomen wie die meisten Illusionen intensiver untersucht als im taktilen System. Die Wahrnehmung von Bewegung wird dabei beeinflusst durch die Expositionszeit der Objekte, dem ISI und der räumlichen Distanz zwischen den Objekten (Koffka, 1931). Verschiedene Stadien treten bei der visuellen Wahrnehmung von Scheinbewegung in Abhängigkeit vom ISI zwischen den beiden Objekten auf (Goldstein, 1989; Koffka, 1931):

- Bis zu einem ISI von 30 ms werden beide Objekte gleichzeitig wahrgenommen.
- Im Bereich von 30–60 ms wird eine teilweise Bewegung wahrgenommen. Eine Bewegungswahrnehmung von Objekt 1 zu 2 tritt auf, allerdings wird in der Mitte zwischen den beiden Objekten ein Teil der Strecke ausgespart, es entsteht eine Lücke in der Bewegungswahrnehmung.
- Im Bereich von 60–200 ms tritt die Wahrnehmung einer kontinuierlichen Bewegung auf. Die kontinuierliche Bewegungswahrnehmung ist auch unter dem Begriff Phi-Phänomen bekannt.
- Ab einem Bereich von 200–300 ms tritt keine Bewegungswahrnehmung mehr auf, die beiden Objekte werden zeitlich getrennt wahrgenommen.

Im taktilen System tritt die Wahrnehmung von Gleichzeitigkeit zweier Reize ebenfalls innerhalb eines Zeitbereichs von < 30 ms auf (Geffen et al., 1996; vgl. Kap. 2.2.5, S. 26). Das Auftreten von Scheinbewegung ist auch im taktilen System abhängig vom ISI. Eine kontinuierliche Bewegungswahrnehmung im taktilen System tritt in

Abbildung 3.16:

Schematische Darstellung der Wahrnehmung von Scheinbewegung in Abhängigkeit vom Interstimulusintervall im visuellen System. In Anlehnung an *Sensation and Perception* (S. 276) von Goldstein EB, 1989, Belmont: Wadsworth Publishing Company.



einem ISI-Bereich von 30–300 ms auf (Sherrick & Rogers, 1966). Der Bereich, innerhalb dessen Scheinbewegung auftritt, ist abhängig von der Länge der Stimuli. Die Scheinbewegung zeigt sich um so eindrücklicher, je länger die einzelnen Stimuli sind und je kürzer das ISI ist (Kirman, 1974; Sherrick & Rogers, 1966). Wahrnehmung von teilweiser Bewegung wird in den meisten Studien zur Scheinbewegung im taktilen System nicht berichtet (Kirman, 1975; Lakatos & Shepard, 1997; Sherrick & Rogers, 1966). Eine Ausnahme ist Kirman (1974), der berichtet, dass bei ISI außerhalb des optimalen Bereichs Scheinbewegung auftritt, die qualitativ als unstetig wahrgenommen wird.

Untersuchungen der Scheinbewegung im visuellen System zeigen, dass der ISI-Bereich, innerhalb dessen die verschiedenen Stadien auftreten, abhängig ist von der räumlichen Distanz zwischen den beiden Reizen. Bei konstantem ISI können die unterschiedlichen Stadien der Scheinbewegung auch durch Variation der räumlichen Distanz durchlaufen werden (Cunningham & Waxman, 1994).

Vergleich von Scheinbewegung und Saltation Saltation und Scheinbewegung treten in einem ähnlichen ISI-Bereich (20–300 ms) auf (s. Abschnitt: Interstimulusintervall in Kap. 3.1.2, S. 33). Die Reizmuster beider Phänomene unterscheiden sich bezüglich der Dauer und des Verlaufs der Stimulation. Saltation tritt bevorzugt bei kurzen rechteckförmigen Stimuli (< 50 ms) auf (Geldard & Sherrick, 1978, S. 3f.), während die Wahrnehmung von Scheinbewegung bei längeren gedämpften Reizverläufen (> 25 ms) zu beobachten ist (Sherrick & Rogers, 1966). Aufgrund der großen Überschneidung bezüglich der Reizbedingungen ist es nicht verwunderlich, dass Geldard und seine Kollegen auch gleichzeitiges Auftreten beider Phänomene berichten (Geldard, 1975, S. 33; Geldard, 1984; Geldard & Sherrick, 1972). Ihren Angaben zufolge treten beide Phänomene nur in seltenen Fällen gemeinsam auf

und sind auch dann klar voneinander abgrenzbar. Die Probanden nehmen zwischen den Reizgebern eine leichte, über die Haut streichende Bewegung wahr (Scheinbewegung) und gleichzeitig an einem Punkt auf der Strecke zwischen den Reizgebern eine einzelne kurze Berührung, den fehllokalisierten Reiz (Saltation). Das gleichzeitige Auftreten wird nur für den ISI-Bereich berichtet, bei dem Scheinbewegung auch bei kurzer Stimulusdauer ihre höchste Auftretenswahrscheinlichkeit hat (< 100 ms).

Umgekehrt finden sich in den Berichten über Scheinbewegung keine Anhaltspunkte für ein gleichzeitiges Auftreten von Saltation. Dies kann an der Art der Untersuchung liegen und daran, dass in den meisten Untersuchungen das Auftreten des jeweils anderen Phänomens nicht abgefragt wird.

Erklärungsmodell

Untersuchungen über die Verarbeitungsmechanismen der Wahrnehmung von Scheinbewegung im visuellen System legen nahe, dass Scheinbewegung auf die gleichen Verarbeitungsmechanismen wie reale Bewegungswahrnehmung zurückzuführen ist (Göbel et al., 1998). In ihrer Theorie zur Verarbeitung von Bewegung im visuellen System gehen Lu und Sperling (2001) von einem Modell aus, in dem aus einer spatiotemporalen Repräsentation des visuellen Feldes eine Bewegungskarte errechnet wird, in der die spatiotemporale Information über die Stimulation, die Schnelligkeit und die Stärke der Bewegung repräsentiert ist. In diesem Modell wird die eingehende visuelle Information einem räumlichen Filter und einem temporalen Bandpassfilter unterzogen. Durch diese Filter wird die Information über die räumliche und zeitliche Anordnung von Reizen ähnlich wie im neuronalen Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000, s. Kap. 2.1.5, S. 13) in ein räumliches Muster transformiert.

Im taktilen System kann aufgrund der physiologischen Daten von einer Tiefpassfilterung ausgegangen werden (Gardner et al., 1992; Loomis, 1990), auf die die Illusion der Scheinbewegung zurückgeführt werden kann.

Vergleich von Scheinbewegung und Saltation Das gleichzeitige Auftreten von Saltation und Scheinbewegung, wie es Geldard und seine Kollegen (Geldard, 1975, S. 33; Geldard, 1984; Geldard & Sherrick, 1972) berichten, muss nicht zwingend ein Beweis für unterschiedliche Verarbeitungsprozesse sein. Möglicherweise bedingen die unterschiedlichen Stimulusverläufe beim gleichen angenommenen Filtersystem die unterschiedliche Ausgangsinformation. Bei der Scheinbewegung resultiert eine kontinuierliche räumliche ausgedehnte Wahrnehmung, während bei Saltation

eine distinkte kleinflächige Wahrnehmung entsteht. Ausgehend vom gleichen räumlichen Filter könnte die unterschiedliche Reizdauer bei den Phänomenen zu den unterschiedlichen Effekten führen, wenn die Stimulusdauer ebenfalls in räumliche Information transformiert wird. Dies würde bei den längeren Reizen bei der Scheinbewegung zu einer räumlich ausgedehnteren Wahrnehmung führen. Dabei könnte es einen Übergangsbereich geben, bei dem die Stimuli weder für das Saltationsphänomen noch für die Wahrnehmung von Scheinbewegung optimal sind und es zu keiner eindeutigen Entscheidung des Systems kommt, sondern beide Phänomene gleichzeitig auftreten. Weitere Untersuchungen zur Auftretenswahrscheinlichkeit der beiden Phänomene bei unterschiedlichen Reizverläufen könnten hier Aufschluss geben.

Cunningham und Waxman (1994) gehen von einem beiden Phänomenen gemeinsam zugrunde liegenden neuronalen Netzwerkmodell aus, das dem von Wiemer und Kollegen (2000) ähnelt (vgl. Abschnitt: Frühe kortikale Verarbeitungsstufen in Kap. 3.1.9, S. 42). Ihr Modell besteht aus einer Diffusions-Schicht („diffusion layer“), in welcher die Information horizontal zu benachbarten Neuronen transferiert und damit eine räumliche Verlagerung des Aktivierungsmaximum ermöglicht wird (ähnliches erreichen Wiemer und Kollegen (2000) durch die Annahme sich wellenförmig ausbreitender Voraktivierung, durch die benachbarte Neurone ebenfalls in ein höheres Aktivierungsniveau versetzt werden). In einer zweiten kontrastverschärfenden Schicht („contrast-enhancement layer“) wird über Inhibitionsmechanismen der salienteste Input verstärkt und weniger saliente neuronale Aktivität unterdrückt.

3.4 Integratives Modell spatiotemporaler taktiler Illusionen

Allen in den vorhergehenden Kapiteln beschriebenen Illusionen – Saltation, Tau-Effekt, Békésy-Effekt und Scheinbewegung – ist gemeinsam, dass die räumliche Anordnung von Reizen in Abhängigkeit vom ISI zwischen den Reizen verändert wahrgenommen wird (eine vergleichende Übersicht gibt auch Cholewiak, 1999). Sie demonstrieren eine dynamische Adaptation der perzeptiven Körperkarte an spatiotemporale Reizmuster.

Der Vergleich der unterschiedlichen spatiotemporalen Illusionen verdeutlicht den Variationsbereich, innerhalb dessen spatiotemporale Interaktion stattfindet. Ausgehend von der Annahme, dass allen Phänomenen ein basaler neuronaler Verarbeitungsmechanismus zugrunde liegt, können verschiedene weitere Einflussfaktoren

identifiziert werden. Im Folgenden wird eine integrative Darstellung der verschiedenen Phänomene umrissen und daraus prüfbare Annahmen abgeleitet.

3.4.1 Integratives Modell in Anlehnung an neuronale Verarbeitungsmechanismen

Wie schon in den Erklärungsmodellen der einzelnen in dieser Arbeit dargestellten spatiotemporalen Illusionen erläutert (vgl. Kap. 3.1.9, S. 40; Kap. 3.2.4, S. 50; Kap. 3.3.1, S. 52 und Kap. 3.3.2, S. 57), können diese Phänomene in Zusammenhang mit dem neuronalen Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) erklärt werden (vgl. Kap. 2.1.5, S. 13).

Wiemer und seine Kollegen (2000) gehen davon aus, dass zwei Reize, die in benachbarte Areale fallen, integriert werden, wenn sie innerhalb eines ISI bis 200 ms aufeinander folgen (s. Kap. 2.1.5, S. 13). Liegt ein ISI von über 200–400 ms zwischen den beiden Reizen, werden diese segregiert. Wiemer et al. (2000) nehmen sich wellenförmig ausbreitende neuronale Prozesse an, die in einem begrenzten, das stimulierte Areal umgebenden Gebiet wirksam werden. Das Aktivierungsmaximum eines nachfolgenden Reizes wird in Richtung des voraktivierten Areals verschoben. Dadurch wird die repräsentative Distanz zwischen den beiden aktivierten Arealen verändert.

Räumlicher Einflussfaktor Ausgehend von dieser Modellannahme muss für alle spatiotemporalen Phänomene ein räumlich begrenzender Faktor angenommen werden, wie er für den Saltationseffekt (saltatorisches Areal; vgl. Kap. 3.1.8, S. 40), den Békésy-Effekt (vgl. Kap. 3.3.1, S. 52) und das Phänomen der Scheinbewegung (vgl. Kap. 3.3.2, S. 57) nachgewiesen wurde.

Beim Tau-Effekt kann anhand der Ergebnisse zum Kompressionseffekt bei der Distanzwahrnehmung (vgl. Kap. 2.2.4, S. 24) ebenfalls davon ausgegangen werden, dass eine von den integrativen Verarbeitungsmechanismen abhängige Unterschätzung der Distanz nur bis zu einer bestimmten räumlichen Distanz (die vermutlich im Bereich der saltatorischen Areale liegt) auftritt. Beim Tau-Effekt wird in der vorliegenden Arbeit unterschieden zwischen Effekten, die bei ISI bis 300 ms auftreten und solchen, die bei ISI ab 300 ms zu beobachten sind (s. Abschnitt: Tau-Effekt als heterogenes Phänomen in Kap. 3.2.4, S. 51). Bei kurzen ISI zwischen den räumlich getrennt vorgegebenen Reizen wird davon ausgegangen, dass die Verzerrungen in

der Wahrnehmung hauptsächlich auf integrative Verarbeitungsmechanismen in SI zurückzuführen sind, wie sie Wiemer und seine Kollegen (2000) in ihrem neuronalen Netzwerkmodell annehmen. Bei längeren ISI (oder auch bei größeren räumlichen Distanzen) sind die auftretenden Verzerrungen bei der Wahrnehmung von Distanzen auf andere Faktoren zurückzuführen, z. B. auf Gedächtnisprozesse, Urteilsverzerrungen und Aufmerksamkeitsprozesse. Ausgehend von dieser Annahme müsste der Zusammenhang zwischen den zeitlichen Reizbedingungen und der Wahrnehmung der räumlichen Anordnung der Reize bei kurzen und langen ISI einer anderen Funktion folgen.

Neben dem begrenzenden Faktor muss bei allen Phänomenen zudem auch angenommen werden, dass die maximale Distanz, bei der ein Effekt noch zu beobachten ist, je nach Körperareal variiert. Dies haben Geldard und Sherrick (1983) für das Saltationsphänomen nachgewiesen (s. Kap. 3.1.8, S. 40). Für diese Abhängigkeit der maximalen Distanz von der Ausdehnung der repräsentativen Areale in SI spricht auch die Ausdehnung dieser Distanz bei Verwendung von Vibrationsreizen, die beim MR-Paradigma („multiple rabbit“) zu beobachten ist. Die wiederholte Vorgabe der S1-Stimuli mit kurzen ISI führen zu einer Ausdehnung des saltatorischen Areals aufgrund einer Ausdehnung der RF in Folge von Summationseffekten. Zudem sind die RF von Mechanozeptoren, die vornehmlich auf Vibrationsreize ansprechen, größer als die von Mechanozeptoren, die auf statische Druckreize ansprechen. Eine vergleichende Untersuchung der maximalen Ausdehnung beim Békésy-Effekt, bei dem Vibrationsreize vorgegeben werden, mit dem saltatorischen Areal einer reduzierten Saltationsform (RR-, URR-Paradigma) könnte hier Aufschluss geben.

Mittellinie Nicht so einfach in das neuronale Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) zu integrieren sind die Ergebnisse zum Auftreten der Phänomene über die Mittellinie. Geldard und Sherrick (1972, 1983) wiesen nach, dass der Saltationseffekt nicht über die Mittellinie auftritt und sahen darin eine Unterstützung ihrer Hypothese, dass Saltation auf Verarbeitungsmechanismen in SI zurückzuführen ist. Auch Wiemer und seine Kollegen (2000) unterstützen diese Annahme. Die sich wellenförmig ausbreitende Voraktivierung, die die Position des Aktivierungsmaximums eines zweiten Reizes verändert, breitet sich nur im benachbarten neuronalen Netz und damit innerhalb einer Hemisphäre aus (s. Kap. 2.1.5, S. 13; Wiemer et al., 2000).

Auch überdauernde plastische Veränderungen der Topographie in SI aufgrund zeitlich assoziierter Stimulation zweier benachbarter Areale wurden bisher nur in-

nerhalb einer Hemisphäre nachgewiesen (Joublin et al., 1996; Wang et al., 1995). Und die Befunde zu plastischen Prozessen nach Amputation von Gliedmaßen zeigen ebenfalls, dass Veränderungen der Topographie der Körperkarte nur innerhalb einer Hemisphäre auftreten (Flor & Elbert, 1998).

Auf der anderen Seite zeigen Phänomene wie der Békésy-Effekt und die Scheinbewegung, dass eine die räumliche Anordnung von Reizen dynamisch verändernde, integrative Verarbeitung auch über die Mittellinie hinweg stattfindet. Beim Békésy-Effekt werden sogar zeitlich assoziierte, auf den beiden Knien vorgegebene Reize integriert und das gemeinsame Perzept in den extrakorporalen Raum verlagert (Békésy, 1967, S. 220ff.).

Möglicherweise sind bei der Scheinbewegung und dem Békésy-Effekt gegenüber der Saltation höhere Verarbeitungszentren wie SII oder posterior parietale Regionen verstärkt aktiv. Auf dieser Ebene wird somatosensorische Information bilateral repräsentiert. Da die somatosensorische Informationsverarbeitung nicht streng hierarchisch gegliedert ist, sondern SII parallel zu SI auch Afferenzen vom Thalamus erhält, kann SII daher schon auf die Repräsentation von Reizen in SI Einfluss nehmen. Ebenso wäre vorstellbar, dass die integrativen Verarbeitungsprozesse, wie sie Wiemer und seine Kollegen (2000) zur Erklärung des Saltationsphänomens annehmen, zumindest in elektrischer Form auch über die Kommissuren zwischen den Hemisphären auftreten, allerdings in einem etwas anderen Zeitfenster. Denkbar wäre daher, dass der Saltationseffekt auch bei bilateraler Stimulation auftritt, sich die Zeitverläufe bei uni- und bilateraler Stimulation aber deutlich unterscheiden.

Zeitliche Einflussfaktoren Wiemer et al. (2000) gehen in ihrem dynamischen Netzwerkmodell zur Verarbeitung spatiotemporaler Information davon aus, dass integrative Verarbeitung von räumlich entfernten zeitlich assoziierten Reizen nur bis zu einem ISI von 200 ms stattfindet. In einem Zeitbereich zwischen 200 und 400 ms werden die Reize segregiert, d. h. die repräsentative Distanz wird vergrößert.

Integrative Verarbeitung von räumlich entfernten Reizen findet in der Wahrnehmung bis zu ISI von 300 ms statt. Das Saltationsphänomen, der Kompressionseffekt bei Distanzwahrnehmung und Scheinbewegung treten in diesem Bereich auf. Segregative Prozesse wurden in den Studien zu diesen Phänomenen nicht nachgewiesen (Geldard & Sherrick, 1972; Geldard et al., 1981a, 1981b; Sherrick & Rogers, 1966). In keiner der Studien wird berichtet, dass die Probanden bei langen ISI die Distanz zwischen den Reizen überschätzen. Allerdings wurde innerhalb dieser Studien von

einer segregativen Verarbeitung der Reize explizit nicht ausgegangen. Daher wurde auch nicht nach einer solchen gefragt; die experimentellen Anordnungen könnten möglicherweise das Auftreten eines Segregationseffekts verhindert haben. Bei Geldard und seinen Mitarbeitern (Geldard & Sherrick, 1972, 1983, 1990; Geldard et al., 1981a, 1981b) waren die Reizgeber für die Probanden sichtbar. Daher trat vermutlich eine visuelle Verankerung des taktilen Wahrnehmungsareals auf, die dazu führte, dass die Ausdehnung des taktilen Wahrnehmungsareals die des visuellen und damit physikalischen Areals nicht überschritt. Pavani, Spence und Driver (2000) zeigten in einer Studie eine Veränderung des taktilen Wahrnehmungsraums durch abweichende visuelle Information.

Ein anderer zeitlicher Einflussfaktor neben dem ISI ist die Reizdauer. Anscheinend ist es hauptsächlich von dieser abhängig, ob zwischen zwei räumlich getrennten schnell aufeinander folgenden Reizen eine kontinuierliche Bewegung (Scheinbewegung) oder ein fehllokalisierter statischer Druckreiz wahrgenommen wird (Saltation; s. Abschnitt: Vergleich von Saltation und Scheinbewegung in Kap. 3.3.2, S. 59). Scheinbewegung tritt bevorzugt bei längeren Reizen (> 25 ms; Sherrick & Rogers, 1966) auf, Saltation bei kürzeren Reizen. Mit dem neuronalen Netzwerkmodell (Wiemer et al., 2000) lässt sich dieser Unterschied damit erklären, dass die Dauer eines Reizes ebenfalls in räumliche Information transformiert wird und es so zu einer kontinuierlichen räumlich zwischen den beiden Reizorten ausgedehnten Wahrnehmung kommt.

Während das Phänomen der Scheinbewegung, der Tau-Effekt (im Bereich bis 300 ms) und der Saltationseffekt etwa im gleichen Zeitbereich auftreten, ist der Békésy-Effekt nur bei sehr kurzen ISI (< 20 ms) zu beobachten. Beim Békésy-Effekt werden die zwei räumlich entfernten Vibrationsreize zu einem Perzept integriert und dieses fehllokalisiert. Ein solcher Effekt ist bei der Saltation ebenfalls zu beobachten. Beim Koinzidenzpunkt, der bei kurzen ISI zwischen 20–70 ms auftritt, werden die beiden räumlich getrennten Reize am gleichen Reizort wahrgenommen (s. Abschnitt: Interstimulusintervall in Kap. 3.1.2, S. 33). Dabei wurde von Geldard (1975, S. 49) beobachtet, dass nicht unbedingt die Wahrnehmung zweier distinkter Reize auftreten muss, sondern die beiden Reize auch zu einem Perzept integriert werden können. Koinzidenzpunkt beim Saltationseffekt und Békésy-Effekt stehen somit am Beginn des Zeitverlaufs spatiotemporaler integrativer Verarbeitung.

Interaktion räumlicher und zeitlicher Faktoren Allein beim Phänomen der Scheinbewegung sind Informationen darüber vorhanden, wie sich der Zeitbereich verändert, innerhalb dessen Scheinbewegung auftritt, wenn die räumliche Distanz zwischen den Reizen verändert wird (Cunningham & Waxman, 1994).

Aus dem neuronalen Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000; vgl. Kap. 2.1.5, S. 13) ergibt sich ein solcher reziproker Zusammenhang, wird aber von den Autoren nicht thematisiert. Nimmt man eine bestimmte Geschwindigkeit an, mit der die Voraktivierung sich ausbreitet, die möglicherweise sogar eine monoton abfallende Funktion ist, muss man davon ausgehen, dass bei kurzen Distanzen der Zeitbereich innerhalb dessen integrative Verarbeitung zweier Reize auftritt, kleiner ist als bei größeren Distanzen. Bei der Scheinbewegung trifft dies für die Wahrnehmung einer kontinuierlichen Bewegung zu. Je größer die räumliche Distanz, desto länger (innerhalb eines begrenzten Rahmens) muss das Zeitintervall zwischen den beiden Reizen sein. Ein ähnlicher Zusammenhang müsste sich für den Saltationseffekt ebenfalls nachweisen lassen, sollte sich das dynamische Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) als korrekt erweisen.

Veränderungen der Koordinaten des neuronalen Netzes durch Aufmerksamkeitseffekte Die Ähnlichkeit von Saltation, der Verzerrung bei Distanzwahrnehmung und dem Tau-Effekt weisen darauf hin, dass bei diesen Phänomenen trotz unterschiedlicher Aufgabenstellungen – Punktlokalisierung bei Saltation, Distanzschätzung und Vergleich beim Tau-Effekt – diese einheitlich gelöst werden. Dies führen Kilgard und Merzenich (1995) darauf zurück, dass auch bei Saltation zunächst eine Distanzschätzung vorgenommen wird und die Positionierung der Reize erst in einem zweiten Verarbeitungsschritt vorgenommen wird (vgl. Kap. 3.1.3, S. 33). Bei diesem zweiten Schritt werden Aufmerksamkeitseffekte wirksam. In Abhängigkeit davon, auf welchen Teil der Reizstrecke die Aufmerksamkeit aufgrund von Instruktionen oder Erwartung fokussiert ist, wird die Positionierung der Reize vorgenommen. Fokussierung der Aufmerksamkeit auf ein Areal hat zudem eine feiner aufgelöste kortikale Repräsentation dieses Areals zur Folge (Braun et al., 2001; Tipper et al., 1998). Die Aufmerksamkeitsprozesse steuern die Koordinaten des Netzwerkes in SI. Diese Verarbeitungsmechanismen gehen vermutlich von SI nachgeschalteten Verarbeitungsstufen wie SII, posterior parietalen und frontoparietalen Regionen aus. Auf diese aufmerksamskeitsabhängige Positionierung der Reize ist auch der Unterschied zwischen den Saltationseffekten beim TR-Paradigma („tibbar“) und denen beim

URR- und RR-Paradigma („utterly reduced rabbit“ und „reduced rabbit“) zurückzuführen. Beim TR-Paradigma wird der letzte Reiz zum vorhergehenden lokalisiert, während bei den anderen Paradigmen der vorletzte Reiz in Richtung des letzten lokalisiert wird.

Interessanterweise treten Fehllokalisationseffekte auch beim Tau-Effekt auf (Helson & King, 1931; s. auch Kap. 3.2.3, S. 48), obwohl bei diesem Effekt nur eine Distanzschätzung verlangt wird. Dies spricht dafür, dass der zweistufige Schätzprozess, wie ihn Kilgard und Merzenich (1995) annehmen, nicht auf der ersten Stufe (Distanzschätzung) stehen bleibt, auch wenn der zweite Schritt (Positionierung) nicht erforderlich ist.

Erweiterungen der Koordinaten des neuronalen in den extrakorporalen Raum

Bestätigt werden die Überlegungen zum Einfluss von Aufmerksamkeitsbedingungen und höheren integrativen Verarbeitungsstufen auch anhand von Untersuchungen zum Békésy-Effekt. Von Békésy (1967, S. 220ff.) wies bei diesem Phänomen nach, dass ein illusionärer Reiz sogar außerhalb des Körpers wahrgenommen werden kann. Im visuellen und auditiven System ist die Verlagerung von Sensationen in den extrakorporalen Raum üblich, wohingegen diese beim somatosensorischen System erst erlernt werden muss. Einen Hinweis auf die kortikalen Regionen, in denen diese Einbettung somatosensorischer Information in ein Gesamtbild des Körpers und in den extrakorporalen Raum stattfindet, geben Untersuchungen bei hirnorganischen Funktionsstörungen. Veränderungen der Körperwahrnehmung mit Verlagerung der Wahrnehmungen in den extrakorporalen Raum können bei Epilepsien auftreten die ihren Herd im Parietallappen haben (Brugger et al., 1997).

Neuronale Plastizität Die im neuronalen Netzwerk angenommenen dynamischen Prozesse führen unter Einbeziehung Hebb'scher Lernmechanismen bei repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern zu überdauernden mittel- und langfristigen plastischen Veränderungen der Karte in SI (Godde et al., 1996; Montague & Sejnowski, 1994; Wiemer et al., 2000; vgl. Kap. 2.1.5, S. 13). Zeitlich assoziierte Stimulation führt zu einer stärkeren Überlappung der Repräsentationsareale in SI, eine Veränderung, die sich auch in der perzeptiven Repräsentation der Körperoberfläche widerspiegelt (Joublin et al., 1996).

Eine deutlich übungsabhängige Veränderung der perzeptiven Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche wies von Békésy (1967, S. 222f.) nach, der seine

Probanden trainierte, einen fehllokalisierten Reiz außerhalb des Körpers wahrzunehmen (s. Kap. 3.3.1, S. 52). Dieser Lernmechanismus ist auf SI übergeordnete Verarbeitungsebenen zurückzuführen. Veränderungen der perzeptiven Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche durch repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern wurden bisher weder beim Saltationsphänomen noch bei der Scheinbewegung oder beim Tau-Effekt untersucht. Eine Veränderung der perzeptiven Körperkarte aufgrund repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern ist aber aufgrund der Ergebnisse neurobiologischer Studien (Wang et al., 1995) wahrscheinlich.

3.4.2 Zusammenfassung

Aus den vorhergehenden Ausführungen lassen sich zusammenfassend folgende Punkte extrahieren, die als Grundlage zur Herleitung der Fragestellungen dienen. Da sich der experimentelle Teil dieser Arbeit mit dem Saltationsphänomen beschäftigt, beziehen sich die folgenden Punkte hauptsächlich auf dieses Phänomen.

- Sensorische Saltation bzw. allgemein spatiotemporale Illusionen, sind das perzeptive Korrelat der im neuronalen Netzwerkmodell beschriebenen zerebralen Verarbeitungsprozesse.
- Integration zweier Reize findet statt, wenn beide Reize innerhalb eines bestimmten räumlichen Areals vorgegeben werden. Demgemäß treten taktile spatiotemporale Illusionen nur bis zu einer bestimmten räumlichen Distanz auf.
- Die Größe dieses Areals orientiert sich an der Größe seiner Repräsentation in SI.
- Integration zweier Reize findet statt, wenn ein Reiz dem anderen innerhalb von 300 ms nachfolgt. Die Annahme integrativer Verarbeitungsprozesse bis zu einem ISI von 300 ms orientiert sich an den Untersuchungen zum Saltationsphänomen (Geldard & Sherrick, 1972).
- Die Verkürzung der Distanz in der Wahrnehmung ist umso stärker, je kürzer das ISI ist. Bei einem ISI von < 20 ms kann eine Integration zweier Reize zu einem einzigen Perzept auftreten (analog zum Békésy-Effekt; von Békésy, 1967).

3 Taktile Illusionen

- Segregation findet statt, wenn zwischen zwei Reizen ein ISI von > 300 ms liegt. Bei den taktilen spatiotemporalen Illusionen müsste die Distanz zwischen den Reizen überschätzt werden. Dies wurde bisher psychophysikalisch noch nicht untersucht (Wiemer et al., 2000).
- Die Koordinaten des neuronalen Netzes werden beeinflusst durch höhere Verarbeitungszentren.
- Bezüglich der Lokalisation der Reize müsste bei neutraler Instruktion eine symmetrische Fehllokalisation der beiden zeitlich assoziierten Reize auftreten (Kilgard & Merzenich, 1995).
- Repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern führt zu mittel- und langfristiger plastischer Veränderung der zerebralen Karte, die sich in einer veränderten perzeptiven Karte widerspiegelt.

4 Ziele und Fragestellungen

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Bedingungen des Auftretens integrativer spatiotemporaler Verarbeitungsprozesse zu spezifizieren und adaptive Veränderungen des taktilen Wahrnehmungsraums und der Topographie in SI aufgrund spatiotemporaler taktiler Stimulation nachzuweisen. Dabei werden Annahmen überprüft, die aus dem neuronalen Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) abgeleitet sind (s. Kap. 3.4.1, S. 61).

Untersucht wird das Saltationsphänomen (Geldard & Sherrick, 1972), bei dem die Position eines Reizes verschoben wahrgenommen wird, wenn diesem ein zeitnaher aber räumlich entfernter Reiz folgt. Die Verschiebung (in Richtung des zweiten Reizes) ist umso ausgeprägter, je kürzer das Zeitintervall zwischen den beiden Reizen ist. Im Vordergrund der Vorstudien steht zunächst die Replikation dieses Ergebnisses von Geldard & Sherrick (1972). Dazu soll ein Reizgerät verwendet werden, welches geeignet ist, räumlich und zeitlich hoch aufgelöste Reizmuster zu generieren und im Labor wie im MRT eingesetzt werden kann. Daher geht den inhaltlichen Zielen dieser Arbeit das methodische Ziel, der Aufbau einer experimentellen Umgebung zur Generierung der Reizmuster mit einem fMRT-tauglichen Reizgerät, voraus.

Die in der vorliegenden Arbeit verwendete Methode zur Erhebung der Einschätzungen der Reizpositionen wird in Hauptstudie 1 zunächst evaluiert, da ein solches Verfahren zum ersten Mal mit einem 3D-Positionsgeber durchgeführt wird (s. Gerätebeschreibung in Kap. 5.1.4, S. 90). In dieser und der nachfolgenden Hauptstudie 2 wird untersucht, wie spatiale und spatiotemporale Reizmuster im Wahrnehmungsraum angeordnet werden. In Hauptstudie 2 wird zudem untersucht, ob überdauernde Veränderungen der Topographie der taktilen Karte durch repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern auftreten.

Abschließend wird in Hauptstudie 3 eine erste Untersuchung der Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster und der saltatorischen Reizverschiebung in SI mit der Methode der fMRT durchgeführt.

4.1 Aufbau und Prüfung der Experimentierumgebung

Im ersten Teil dieser Arbeit (Kap. 6 und 7) steht der Aufbau einer experimentellen Umgebung mit der Möglichkeit zur Generierung unterschiedlicher spatialer und spatiotemporaler Reizmuster im Vordergrund. Das Reizgerät soll zur psychophysikalischen Untersuchung im Labor und im MRT geeignet sein. Folgende Bedingungen soll das Reizgerät erfüllen:

- MRT-Tauglichkeit: Um eine störungsfreie Messung zu ermöglichen, sollte das Reizgerät aus nichtferromagnetischen Materialien bestehen und die Reizgeber nicht elektrisch betrieben sein.
- Hohes räumliches Auflösungsvermögen: Um eine spatiale Kartierung der Körperoberfläche zu ermöglichen, sollten die Abstände zwischen den Reizgebern unterhalb der Zweipunktschwellen des Körpers liegen (s. Kap. 2.2.1, Abb. 2.7, S. 21).
- Hohes zeitliches Auflösungsvermögen: Spatiotemporale Illusionen treten bei kurzen ISI (< 300 ms) auf.
- Reizcharakteristik: Das Auftreten sensorischer Saltation wird durch die Verwendung kurzer scharfer Rechteckimpulse begünstigt (s. Kap. 3.1.6, S. 38).

Aufgrund dieser Anforderungen wird ein speziell zum Einsatz im MRT entwickeltes, pneumatisch betriebenes Reizgerät verwendet (s. Kap. 5.1, S. 79). Es ermöglicht die Herstellung der unterschiedlichsten spatialen und spatiotemporalen Reizmuster mit einem hohen räumlichen und zeitlichen Auflösungsvermögen. Wegen des pneumatischen Betriebs unterliegt die Modulation der Reizgeber allerdings Einschränkungen (vgl. die Reizcharakteristik in Kap. 5.1.1, S. 79). Die minimal einstellbare Reizlänge (20 ms) liegt weit über der von Geldard und seinen Mitarbeitern (Geldard & Sherrick, 1972, 1978, S. 7) verwendeten Reizlänge (2 ms).

Daher steht in den Vorstudien 1 und 2 dieser Arbeit die Frage im Vordergrund, ob der Saltationseffekt mit dem pneumatischen Reizgerät hergestellt werden kann, bzw. welche Bedingungen zur Herstellung optimal sind. Durchgeführt werden in beiden Vorstudien Reizmuster, die mit dem experimentellen Paradigma für Saltation beim „reduced rabbit“ von Geldard (1975, S. 43) übereinstimmen (s. Kap. 3.1.2, S. 31). Beim Saltationseffekt wird ein Reiz in systematischer Abhängigkeit vom ISI zu einem nachfolgenden räumlich getrennten Reiz fehllokalisiert.

Hypothese 1

Ein Reiz (S1) wird in Abhängigkeit vom ISI zu einem nachfolgenden räumlich entfernten Reiz (S2) in dessen Richtung fehllokalisiert. Je kleiner das ISI ist, desto größer ist die Fehllokalisation (Saltationseffekt).

Zur Beurteilung der Bedingungen kann zudem die Wahrscheinlichkeit herangezogen werden, mit der der Saltationseffekt von den Probanden wahrgenommen wird. Geldard und Sherrick (1978, S. 3f.) untersuchten diesen Effekt mit verschiedenen Stimulusformen und stellten fest, dass die Auftretenswahrscheinlichkeit vom Reizverlauf abhängig ist. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Reizbedingungen so anzupassen, dass der Effekt mit hoher Wahrscheinlichkeit auftritt.

Hypothese 2

Der Saltationseffekt tritt bei allen Probanden auf.

4.2 Punktlokalisierung zur psychophysikalischen Skalierung

In dieser Arbeit wird die Methode der Punktlokalisierung (s. Kap. 2.2.3, S. 22) zur Untersuchung der Wahrnehmung spatiotemporaler Reizmuster eingesetzt. Daher wird zunächst überprüft, ob die hier erfolgte Umsetzung der Methode (s. Kap. 5.1.4, S. 90) bei der Lokalisation zu Ergebnissen führt, wie sie aus anderen Untersuchungen des Punktlokalisationsfehlers bekannt sind (Hamburger, 1980). Da Hamburger (1980) ein vergleichbares Punktlokalisationsverfahren zudem im gleichen Reizareal (Unterarm) einsetzte, werden die Ergebnisse der vorliegenden Studie mit seinen Daten verglichen¹.

Untersucht wird, ob der Lokalisationsfehler bei Vorgabe einzelner Reize an verschiedenen Positionen im Bereich der Werte liegt, den Hamburger (1980) angibt.

Hypothese 3

Der Lokalisationsfehler bei einzelnen Reizen liegt im Bereich der von Hamburger (1980) berichteten Werte für den untersuchten Körperteil (s. Kap. 2.2.3, S. 22).

¹Die wohl bekanntesten Daten zur räumlichen Schwelle von Weinstein (1968) beziehen sich auf die klassische und sukzessive Zweipunktschwelle und können daher nicht zum Vergleich eingesetzt werden (vgl. Kap. 2.2.2, S. 20).

Der größte Teil der in dieser Studie vorgegebenen Saltationsreizmuster besteht aus drei Reizen („reduced rabbit“), von denen zwei am gleichen Reizort vorgegeben werden. Dem Ankündigungsreiz (S0) folgt der in Abhängigkeit vom ISI zum letzten Reiz fehllokalisierte Reiz (S1) am gleichen Reizort (vgl. Kap. 3.1.2, S. 31). Beim Saltationseffekt sollen die wahrgenommenen Reizpositionen von S0 und S1 auseinander fallen und zwar umso stärker, je kürzer das ISI zum letzten Reiz ist. Die Differenz zwischen den Schätzwerten von S0 und S1 sollen nicht auf andere Einflüsse bei der Positionsschätzung zurückzuführen sein. Mögliche andere Einflüsse könnten z. B. aus Schwierigkeiten bei der Ausführung der Aufgabe entstehen. Daher wird mit der Vorgabe zweier Reize am gleichen Reizort überprüft, wie weit die Schätzungen (unabhängig von einem weiteren räumlich entfernten nachfolgenden Reiz) der beiden Reize voneinander abweichen. Statistisch kann von einer Übereinstimmung zwischen den Positionsschätzungen für die zwei Reize ausgegangen werden, wenn die Mittelwerte im Streubereich für den jeweils anderen Reiz liegen.

Hypothese 4

Die mittleren Lokalisationsfehler zweier kurz hintereinander am gleichen Reizort vorgegebenen Reize liegen im Streubereich der Positionsschätzungen für den jeweils anderen Reiz.

Wie schon erwähnt, steht in der vorliegenden Arbeit die Untersuchung der Fehllokalisation bei Saltationsreizmustern mit 2 oder 3 Reizen im Vordergrund (s. Kap. 3.1.2, S. 31). Werden drei Stimuli sukzessive an verschiedenen Reizorten vorgegeben, könnten Gedächtniseffekte die Lokalisation der Reize beeinflussen, wenn die Einschätzung der wahrgenommenen Reizorte erst nach Vorgabe aller Stimuli erfolgt. Um diesen Einfluss bei der Interpretation von Fehllokalisationen als Saltationseffekt ausschließen oder zumindest quantifizieren zu können, wird anhand eines Reizmusters mit 3 Reizen untersucht, ob Gedächtniseffekte auftreten. Die ISI zwischen den drei Reizen sind jeweils so gewählt (≥ 300 ms), dass eine zeitabhängige Wechselwirkung zwischen den Reizen nicht mehr angenommen wird (s. Abschnitt: Interstimulusintervall in Kap. 3.1.2, S. 33). Beim Vergleich der Lokalisationsfehler bei einzelnen Reizen mit der bei Vorgabe von drei Reizen wird erwartet, dass der Fehler bei einzelnen Reizen niedriger ist als bei mehreren Reizen.

Hypothese 5

Der Lokalisationsfehler eines Reizes ist größer, wenn er innerhalb einer Reihe von drei Reizen vorgegeben wird als bei einzelner Vorgabe.

4.3 Spatale und temporale Effekte

Die Kartierung spatialer somatischer Reize unterscheidet sich von der spatiotemporalen Reize. Dies geht deutlich aus den Studien zu taktilen Illusionen von Cholewiak (1999), Geldard (1975), Helson und King (1931), Kilgard und Merzenich (1995) und vielen anderen hervor. Bisher gibt es jedoch keine vergleichende Untersuchung der spatialen Kartierung eines Reizareals und einer spatiotemporalen Kartierung (mittels taktiler Illusionen). In dieser Arbeit wird ein solcher Vergleich vorgenommen.

4.3.1 Spatale Effekte

Höhe und Richtung des Lokalisationsfehlers bei Vorgabe einzelner Reize variiert in Abhängigkeit vom Reizort (s. Kap. 2.2.3, S. 22). Nach Green (1982) ist eine bessere Lokalisationsleistung im Sinne eines niedrigeren Lokalisationsfehlers in der Nähe von anatomischen Markierungspunkten zu erwarten. Die wahrgenommene Position ist gegenüber der physikalischen Reizposition in Richtung zum nächsten anatomischen Markierungspunkt verschoben (Titchener & Parrish, 1897; zit. nach Green, 1982). Anatomische Markierungspunkte sind z. B. Gelenke.

Das Reizareal im psychophysikalischen Teil dieser Arbeit ist der Unterarm. Nach Green (1982) sollte der Lokalisationsfehler in der Nähe des Ellenbogen- und des Handgelenks geringer sein als auf der Strecke zwischen diesen beiden Punkten.

Hypothese 6

Der Lokalisationsfehler ist in der Nähe von anatomischen Markierungspunkten geringer als in größerer Entfernung zu diesen Punkten.

4.3.2 Spatiotemporale Effekte

Ausgehend von der in Kapitel 4.1 getroffenen Annahme, dass der Saltationseffekt mit dem pneumatischen Reizgerät zuverlässig herstellbar ist (Hypothese 1 und 2), werden im Folgenden verschiedene Annahmen bezüglich der Ausprägung des Effektes getroffen.

Aufmerksamkeitseffekte Nach Kilgard und Merzenich (1995) kommt es bei neutraler Instruktion zu einer Fehllokalisierung beider zeitlich assoziierter Reize (S1, S2). Nach diesen Autoren hängt die wahrgenommene Distanz zwischen den beiden

Reizen vom ISI zwischen diesen Reizen ab. Die Positionierung der beiden Reize hingegen wird von Aufmerksamkeitseffekten moduliert. Wird die Aufmerksamkeit der Probanden auf einen bestimmten Teil des Reizareals gelenkt, lokalisieren sie beide Reize in diesen Teil (vgl. Erläuterungen zum SR-Paradigma in Kap. 3.1.3, S. 33).

Bei neutraler Instruktion wird die Aufmerksamkeit gleichmäßig auf das Reizareal verteilt und dementsprechend auch die Lokalisation der Reize gleichmäßig in die Mitte vorgenommen. Daher wird in der vorliegenden Arbeit davon ausgegangen, dass S2 ebenso wie S1 in Abhängigkeit vom ISI zwischen den Reizen fehllokalisiert wird.

Hypothese 7

Bei Durchführung der Saltationsparadigmen („reduced rabbit“ und „utterly reduced rabbit“) wird S2 in Abhängigkeit vom ISI zwischen S1 und S2 in Richtung zu S1 fehllokalisiert.

Trotz neutraler Instruktionen könnte der Ankündigungsreiz beim RR-Paradigma eine Verlagerung der Aufmerksamkeit zur Folge haben. Innerhalb der vorliegenden Arbeit wird eine vergleichende Untersuchung des URR- und RR-Paradigmas vorgenommen. Geldard (1975) zufolge hat der Ankündigungsreiz keinen Einfluss auf den Saltationseffekt. Der Ankündigungsreiz soll nur eine „allgemeine Desorientierung bei der Lokalisation“ (Übers. v. Verf.) verhindern (S. 42f.). Nach Kilgard und Merzenich (1995) hingegen wird die Positionierung des fehllokalisierten Reizes durch Aufmerksamkeitseffekte beeinflusst. Beim RR-Paradigma könnte der Ankündigungsreiz eine Fokussierung der Aufmerksamkeit auf den Bereich zur Folge haben, in dem der Reizort des nachfolgenden Reizes vermutet wird und damit eine Positionierung des Reizes in dieses Areal. Daraus würden sich Unterschiede in der Höhe der Fehllokalisation zwischen den beiden Paradigmen ergeben. Beim RR-Paradigma mit Ankündigungsreiz müsste der erste der beiden zeitlich schnell aufeinander folgenden Reize stärker fehllokalisiert werden (bei einer geringeren Fehllokalisation von S2) als beim URR-Paradigma.

Hypothese 8

Der Ankündigungsreiz hat einen Effekt auf die Fehllokalisation von S1. Beim RR-Paradigma („reduced rabbit“) wird S1 stärker in Richtung zum nachfolgenden Reiz fehllokalisiert als beim URR-Paradigma („utterly reduced rabbit“).

Fehllokalisation des Ankündigungsreizes beim Saltationseffekt Beim RR-Paradigma wird der Ankündigungsreiz (S0) mit einem langen ISI zu den beiden nachfolgenden Reizen (S1, S2) vorgegeben (s. Kap. 3.1.2, S. 31). Integrative Prozesse werden bei solchen ISI nicht mehr angenommen (s. Kap. 3.4.1, S. 61). Zudem sollte die Lokalisation dieses Reizes nicht durch das ISI zwischen den beiden nachfolgenden integrierten Reizen (S1, S2) beeinflusst werden.

Hypothese 9

Der Ankündigungsreiz S0 beim RR-Paradigma („reduced rabbit“) wird nicht in Abhängigkeit vom ISI zwischen S1 und S2 fehllokalisiert.

Integration und Segregation Wiemer et al. (2000) gehen davon aus, dass integrative Verarbeitung zweier Reize bei $ISI < 200$ ms stattfindet und bei $ISI > 200$ ms ein segregativer Prozess wirksam wird (s. Kap. 2.1.5, S. 13). Dieser segregative Prozess wirkt sich nach Wiemer in der Wahrnehmung durch eine Überschätzung der Distanz zwischen zwei räumlich getrennten Reizen aus. Den Untersuchungen zur Saltation von Geldard und seinen Kollegen (Geldard & Sherrick, 1972; Geldard et al., 1981a, 1981b) zufolge müssen allerdings integrative Verarbeitungsprozesse in der Wahrnehmung noch bis zu einem ISI von 300 ms angenommen werden. Segregative Prozesse wurden von diesen Autoren nicht untersucht und auch nicht beobachtet. Bezüglich des Punktes, an dem der zeitabhängige integrative Verarbeitungsprozess in einen segregativen übergeht, besteht daher Unklarheit (s. Kap. 3.4.1, S. 61). In der vorliegenden Untersuchung wird der Saltationseffekt daher über einen weiten ISI-Bereich hinweg untersucht. Angenommen wird, dass ab einem bestimmten ISI (> 300 ms) die Unterschätzung der Distanz zwischen den zwei zeitlich assoziierten Reizen in eine Überschätzung der Distanz übergeht.

Hypothese 10

Bis zu einem ISI von 300 ms ist die perzeptive Distanz zwischen S1 und S2 kleiner als die physikalische. Ab einem ISI von 300 ms ist die perzeptive Distanz zwischen diesen Reizen größer als die physikalische.

Effekt repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern Im dynamischen Netzwerkmodell nach Wiemer et al. (2000; s. Kap. 2.1.5, S. 13) führt repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern zu einer anhaltenden Veränderung

der kortikalen Repräsentation des gereizten Areals, indem die beiden Repräsentationsareale allmählich miteinander verschmelzen.

Joublin et al. (1996) und Pleger et al. (2001) sehen in Zusammenhang mit einer durch repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern veränderten kortikalen Topographie auf der perzeptiven Seite eine Verbesserung der Zweipunktschwelle. Sterr et al. (1998) fanden nach Fusion zweier benachbarter kortikaler Areale eine Verschlechterung der Lokalisationsleistung. Der Zusammenhang zwischen der Ausdehnung von Repräsentationsarealen im Kortex und der Wahrnehmung der Ausdehnung der entsprechenden Körperareale ist allerdings unklar (Calford et al., 1998; s. Kap. 2.1.4, S. 10). Daher werden folgende explorative Hypothesen entwickelt:

Hypothese 11

Im Verlauf repetitiver spatiotemporaler Stimulation tritt eine zunehmende Veränderung der wahrgenommenen Anordnung der Reize auf der Körperoberfläche auf.

Da davon ausgegangen wird, dass dieser Effekt auf Veränderungen der kortikalen Topographie im Sinne von Verschmelzen der Repräsentationsareale zurückzuführen ist, wird in einem weiteren Schritt angenommen, dass dieser Effekt überdauernder Natur ist und sich auch auf die Präsentation einzelner Reize auswirken sollte.

Hypothese 12

Aufgrund repetitiver spatiotemporaler Stimulation verändert sich das repräsentative perzeptive Areal anhaltend, so dass auch die Lokalisation spatialer Reize auf einem veränderten perzeptiven Areal vorgenommen wird.

4.4 Zerebrale Repräsentation taktiler Illusionen

Die kortikale Repräsentation sensorischer Saltation wird im dritten Teil der Arbeit untersucht. Im Vordergrund steht die Frage, ob die in der Peripherie als Saltationseffekt auftretende wahrgenommene Ortsverschiebung eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Stimulus (Saltationseffekt) ihre Entsprechung in der Repräsentation der Reize in SI hat (Wiemer et al., 2000). Wiemer und seine Kollegen (2000; s. Kap. 2.1.5, S. 13) nehmen dies an. Neurobiologische Studien, die eine Veränderlichkeit der Topographie von SI aufgrund

spatiotemporaler Stimulation demonstrieren (Godde et al., 1996; s. Kap. 2.1.4, S. 10) unterstützen diese Annahme.

Grundsätzlich wird davon ausgegangen, dass die Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern eine messbare Aktivierung in dem entsprechend der Topographie (s. Homunkulus von Penfield & Rasmussen, 1950 in Abb. 1.1, Kap. 1, S. 3) von SI zu erwartenden Areal hervorrufen wird.

Hypothese 13

Taktile Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern ruft eine messbare Aktivierung im erwarteten Repräsentationsareal in SI hervor.

Sensorische Saltation tritt nur innerhalb einer bestimmten räumlichen Grenze auf (Saltatorisches Areal). Die Größe der saltatorischen Areale ist abhängig von der Ausdehnung des Körperteils in der Peripherie und dessen Repräsentation in SI (Geldard, 1984; s. Kap. 3.1.8, S. 40). Das räumliche Auflösungsvermögen bei fMRT-Messungen ist mit 1.8 mm³ zwar hoch, kann aber je nach Körperteil, Reizintensität und Reizfläche nicht ausreichend zur Diskrimination zweier distinkter Aktivierungsareale innerhalb eines Körperbereichs sein (s. Kap. 2.1.6, S. 14). Daher ist fraglich, ob bei der maximalen saltatorischen Distanz auf der Haut eine Diskrimination der beiden Reizorte im Saltationsparadigma („reduced rabbit“) im Aktivierungsmuster der fMRT-Messung gelingt.

Hypothese 14

Es finden sich distinkte Aktivierungsareale für die beiden Reizorte im Saltationsparadigma, welche beide innerhalb der erwarteten topographischen Anordnung in SI liegen.

Falls zwei distinkte Areale im Aktivierungsmuster zu finden sind, wird im günstigsten Fall erwartet, dass bei kurzen ISI zwischen S1 und S2 bei Auftreten eines Saltationseffekts entsprechend dem illusionären fehllokalisierten Reiz ein drittes aktiviertes Areal zu beobachten ist.

Hypothese 15

Bei Auftreten eines Saltationseffekts („reduced rabbit“) ist zwischen den Repräsentationsarealen für S0 und S2 im Aktivierungsmuster in SI ein drittes aktiviertes Areal („illusionärer Reiz“) zu finden.

5 Allgemeine Methodik

5.1 Apparatur

In den Experimenten wurde das vom Kirchhoff-Institut für Physik der Universität Heidelberg (Prof. Dr. K. Meier, Dipl.-Phys. T. Maucher) entwickelte, pneumatisch betriebene taktile Reizgerät verwendet. Es wurde speziell zur Durchführung taktiler Reizung im MRT entwickelt (Maucher, 1998; Runde, 2000). Der pneumatische Betrieb der Reizgeber, die aus einer Aluminiumlegierung mit nichtferromagnetischen Metallen bestehen, lässt eine störungsfreie MRT-Messung zu.

5.1.1 Reizgeber

Das Reizgerät besteht aus 64 taktilen Reizgebern (Zylinderaktuatoren¹). Die Zylinderaktuatoren haben eine Gesamtlänge von 3.8 cm; der Durchmesser beträgt 3 mm. Sie ummanteln einen kleinen Stempel, dessen Durchmesser 1 mm beträgt. Der Stempel wird durch Druckluft herausgestoßen. Er hat einen Vorschub von 1.1 cm (s. Abb. 5.1). Der maximal zulässige Arbeitsdruck liegt bei 7 bar. Durch eine Spiralfeder im Innern des Zylinders wird der Stift wieder in seinen Ruhezustand gebracht. Die Reizgeber sind nicht geeicht und nur für binäre Operationen hergestellt.

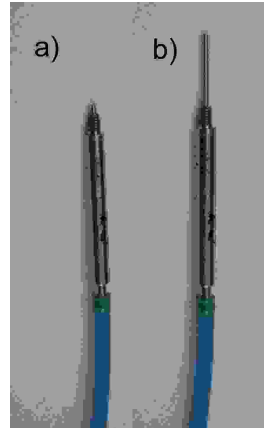
Die Ansprechgeschwindigkeit und die Amplitude eines Aktuators hängt (bei gegebener Schlauchhärte und -dicke) von der Länge der Zuleitung zwischen Ventil und Aktuator und dem Vordruck ab. Die optimalen Einstellungen dieser Bedingungen wurden im Verlauf von Vorstudie 1 zu Hauptstudie 2 entwickelt und sukzessive in den Versuchsaufbau implementiert.

Wie aus Abbildung 5.2 ersichtlich ist, reicht nur bei einer Zuleitungslänge von 1 m und einem Vordruck von 7 bar die Anstiegssteilheit bei kurzen Stimuli (20 ms) für annähernd rechteckförmige Reize aus (s. Abb. 5.2c). Bei einer Zuleitungslänge von 7 m ist der Reizverlauf stark gedämpft (s. Abb. 5.2a und Abb. 5.2b). Trotz

¹„Single acting cylinders“: Firma Festo, Produktnummer: 15884

Abbildung 5.1:

Reizgeber a) im Off-Modus und b) im On-Modus. Im On-Modus hat der Stempel einen Vorschub von 1.1 cm.



dieser Unterschiede liegt die Anstiegssteilheit aller Reizverläufe in einem Bereich ($> 1 \text{ gr/s}$), in dem langsam und schnell adaptierende mechanozeptive Afferenzen ansprechen². Allerdings ist unklar, ob bei einer Reizdauer von 20 ms die langsam adaptierenden Afferenzen auch zu einer Empfindung führen. Sie vermitteln eine konstante Druckwahrnehmung über ein Reizplateau hinweg, während die schnell adaptierenden Afferenzen die pochende oder klopfende Empfindung am Reizbeginn vermitteln (zur Unterscheidung der Qualitäten der taktilen Wahrnehmung und deren physiologische Korrelate s. Greenspan & Bolanowski, 1996).

Vorstudie 1 In Vorstudie 1 (s. Kap. 6) wurden die Zylinderaktuatoren mit einer Druckluftzuleitung von 7 m bei einem voreingestellten Druck von 5 bar betrieben. Bei einem Reizgeber, der eine mittlere Kraft von 0.53 N ausübt, werden in 0.1 ms 75 % von dieser erreicht. Die Zeitkonstante der abfallenden Flanke hingegen liegt bei 48.2 ms, bis 25 % der mittleren Kraft (0.13 N) erreicht ist (s. Abb. 5.2a). Die Reizgeber sprechen bei diesen Bedingungen erst ab einer Reizdauer von 40 ms an.

Bei dem Betrieb der Reizgeber mit einem Vordruck von 5 bar und einer Druckluftzuleitung von 7 m variiert die mittlere erreichbare Kraft in Abhängigkeit vom verwendeten Reizgeber. Die Schwankungen liegen zwischen 0.5 und 0.7 N.

Vorstudie 2, Hauptstudien 1 und 3 In Vorstudie 2 (s. Kap. 7), Hauptstudien 1 und 3 (s. Kap. 8 und Kap. 10) wurden die Zylinderaktuatoren ebenfalls mit einer 7 m langen Druckluftzuleitung betrieben. Der voreingestellte Druck lag jedoch bei 7 bar. Trotz der Erhöhung des Vordrucks liegt die minimale Reizdauer, ab der ein

²Bei einer sehr niedrigen Anstiegsgeschwindigkeit von 1 gr/s (ca. 0.098 N/s) sprechen nach Greenspan und Bolanowski (1996) nur langsam adaptierende mechanozeptive Afferenzen an.

Reizgeber anspricht, bei 40 ms. Der Stimulusverlauf bei diesen Bedingungen ist in Abbildung 5.2b dargestellt.

Die mittlere ausgeübte Kraft ist mit 0.8 N höher als in Vorstudie 1. Bei der aufsteigenden Flanke werden 75 % der mittleren Kraft (0.6 N) in 9.9 ms erreicht und bei der abfallenden Flanke 25 % (0.2 N) in 46.6 ms. Die Variabilität der maximal erreichbaren Amplitude zwischen den Reizgebern ist bei diesem Vordruck vernachlässigbar gering.

Hauptstudie 2 In Hauptstudie 2 (s. Kap. 9) wurden die Zylinderaktuatoren mit einem voreingestellten Druck von 7 bar bei nur 1 m Druckluftzuleitung betrieben. Bei dieser Zuleitungslänge sprechen die Reizgeber schon bei einer Reizdauer von 20 ms an. Der Verlauf dieser Stimuli ist in Abbildung 5.2c dargestellt. Er zeigt den erwünschten rechteckigen Verlauf mit einem Plateau bei ca. 2.4 N.

Die Zeitkonstante des Reizgebers liegt bei der aufsteigenden Flanke bei 1.8 ms, das ist die Zeit, die benötigt wird, bis 75 % der mittleren ausgeübten Kraft von 2.4 N erreicht werden. Bei der abfallenden Flanke werden 25 % der mittleren Kraft (0.6 N) nach 5.7 ms erreicht.

5.1.2 Ansteuerung

Über vier Ventilinseln³ ist jeder Zylinderaktor einzeln ansteuerbar. Die Ventilinseln sind Blöcke mit 16 elektrisch betriebenen Magnetventilen, die in zwei Reihen zu acht Ventilen angeordnet sind. Die Ventile können jeweils unabhängig voneinander geöffnet oder geschlossen werden. Ein Schaltvorgang der Ventile dauert 20 ms. Aufgrund dieser technischen Bedingung ist die minimale Reizlänge auf 20 ms begrenzt. Eine Regulation der Druckstärke ist über die Ventilblöcke nicht möglich. Jeder Reizgeber hat über einen Kunststoffschlauch⁴ eine eigene Druckluftleitung zu einem der Ventile. Die Kunststoffschläuche haben einen Innendurchmesser von 2.1 mm.

Die Ventilinseln werden aus einer Druckluftflasche bzw. durch einen Kompressor mit Luft versorgt. Die Regulation des Drucks kann an zwei Punkten vorgenommen werden: a) an einem Druckminderer direkt an der Flasche bzw. am Kompressor (Regelbereich: 0–16 bar), b) an einem den Ventilinseln direkt vorgeschalteten Druckminderer (Regelbereich: 0–16 bar).

³Firma Festo, Produktnummer: CPV10-GE-MP-8

⁴Firma Festo: PUN-3x.0.5, Produktnummer: 152583

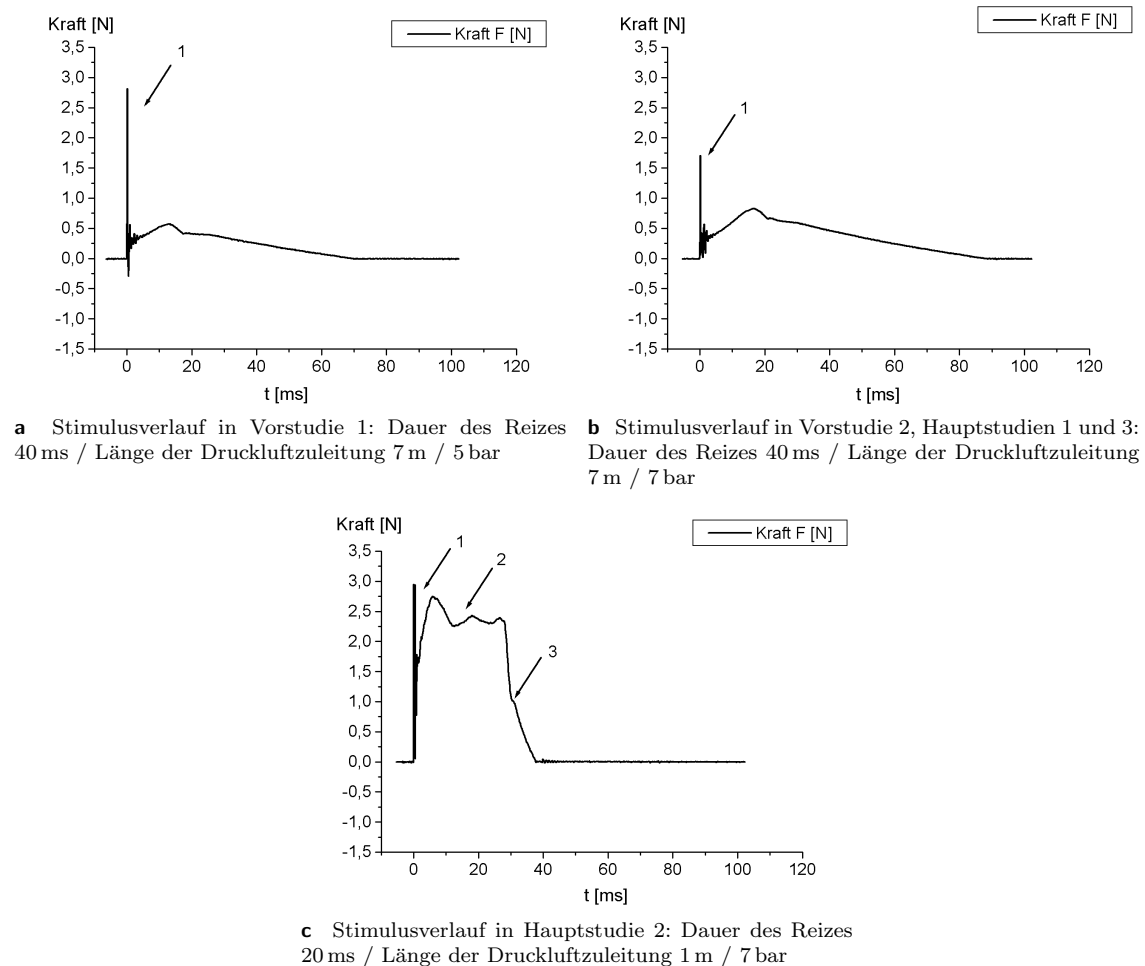


Abbildung 5.2: Übersicht über die Stimulusverläufe bei den experimentellen Aufbauten. Der mit **1** markierte Abschnitt der Kurven zeigt einen konstanten Überschwinger. Dieser ist auf das Messverhalten des Kraftsensors zurückzuführen und tritt beim Auftreffen der Aktuatoren auf elastisches Gewebe nicht auf. Abschnitt **2** bezeichnet das Plateau des Stimulusverlaufs. Die zu beobachtenden Schwankungen sind durch die Elektronik des Kraftsensors bedingt. In dem mit **3** markierten Abschnitt verursacht die Restluft im Zylinder einen verlangsamten Druckabfall.

Die elektrisch betriebenen Ventile werden über eine Rechnerschnittstelle angesteuert, die mit einem Computer verbunden ist. Die Steuerung erfolgt mit Hilfe des Computerprogramms VISOR (Schemmel, 1999; s. Kap. 5.1.5, S. 91). Über die Rechnerschnittstelle kann das Programm mit einem externen Triggersignal gesteuert werden.

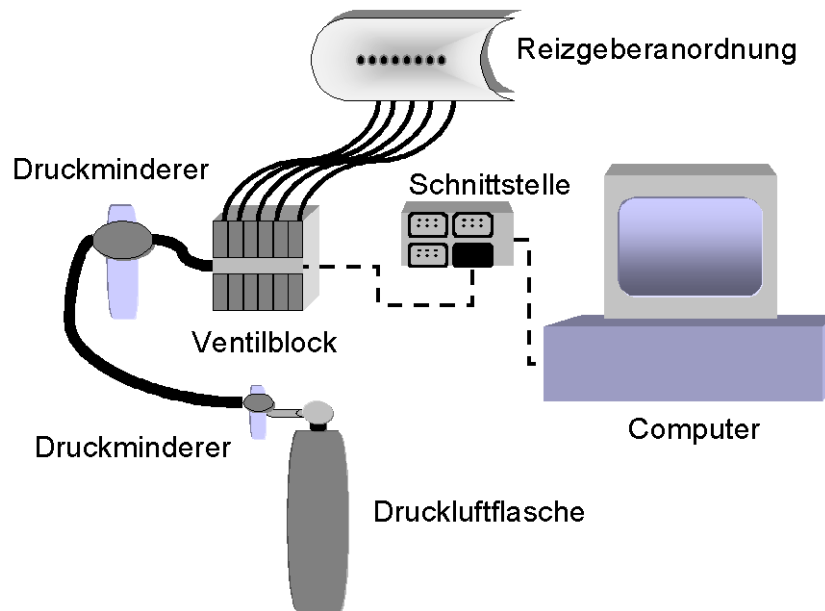


Abbildung 5.3: Aufbau zur Ansteuerung der Reizgeber. Die Ventilblöcke werden über die mit einem Computer verbundene Rechnerschnittstelle angesteuert. Die mit Druckluft versorgten Ventilinseineln leiten diese weiter an die Reizgeber.

5.1.3 Reizgeberanordnung und Applikation

Die Anordnung der einzelnen Reizgeber zu einer Matrix kann je nach Anforderung unterschiedlich gestaltet werden. Begrenzungen bezüglich des Mindestabstands zwischen zwei Reizgebern ergeben sich aus dem Durchmesser der Zylinderaktuatoren (3 mm) und deren Halterung. Die in dieser Arbeit verwendeten Reizgeberanordnungen unterscheiden sich in der Anzahl der Reizgeber und der Ausführung der Halterungen.

Die Ausführung der Halterung bedingt Unterschiede in der Applikationsform der Reize. Die Reizgeberanordnungen wurden in der hier vorgestellten Reihenfolge entwickelt. In Anhang A.1 (S. 259) findet sich ein kurzer Überblick darüber, in welchen Punkten die in dieser Arbeit entwickelten experimentellen Aufbauten von dem abweichen, den Geldard und seine Kollegen (Geldard, 1975; Geldard & Sherrick, 1972;

Geldard & Sherrick, 1986; Geldard, Sherrick & Cholewiak, 1981a, 1981b) zur Untersuchung des Saltationsphänomens hauptsächlich verwendeten.

Reizgeberanordnung 1

Matrix Im ersten Aufbau wurden nur 2 Zylinderaktuatoren zur Konstruktion der Matrix verwendet. Die beiden Reizgeber wurden in 10 cm Entfernung in eine Halterung (Kunststoff $12 \times 2 \times 5$ cm) eingelassen. Die Spitze der Reizgeber steht im ruhenden Zustand 1 cm über den Boden der Halterung hinaus. Sie ist an einer vertikalen Führungsschiene befestigt, an der die Halterung hinauf und hinunter bewegt werden kann. Das Feingewinde der Führungsschiene lässt Abstufungen von 0.7 mm zu. Zusätzlich kann die Matrix in der horizontalen Achse gekippt werden. Die Position der Matrix wird mittels einer Feststellschraube so fixiert, dass beide Reizgeber im ruhenden Zustand 1 mm über dem Unterarm der Probanden stehen (s. Abb. 5.4a).

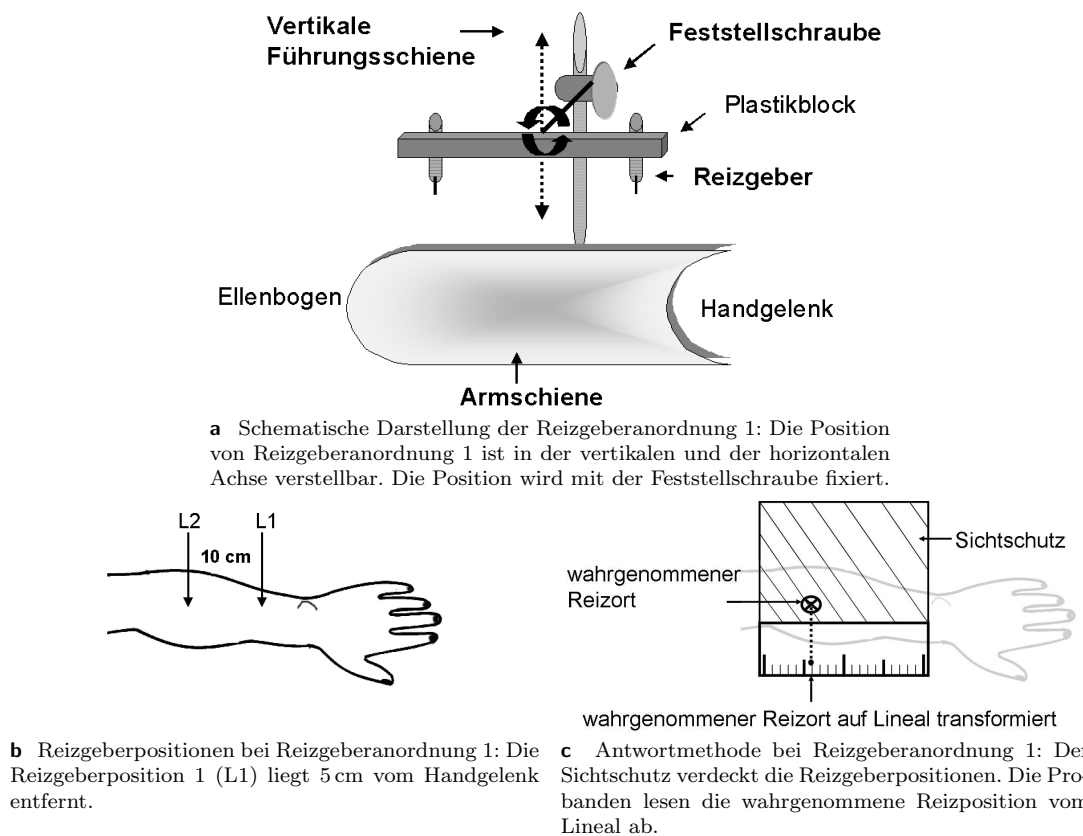


Abbildung 5.4: Schematische Darstellung der Reizgeberanordnung 1.

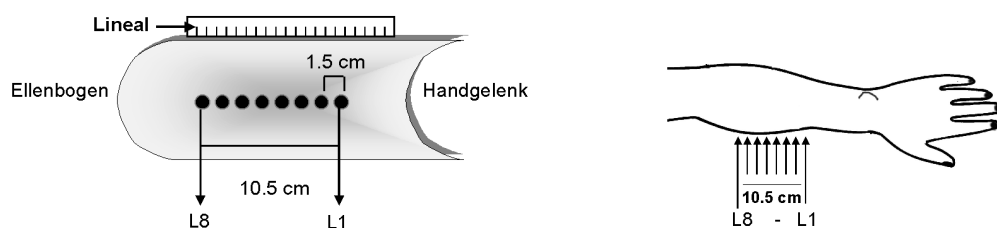
Applikation Gereizt wird die dorsale Seite des linken Unterarms. Die erste Reizgeberposition L1 (L steht für Locus) liegt 5 cm proximal vom Processus styloideus ulnae entfernt. Die zweite Reizgeberposition L2 liegt 10 cm proximal von L1 (s. Abb. 5.4b). Die Reizorte befinden sich im Versorgungsgebiet der Nervi cutaneus antebrachii und brachii medialis, in den Dermatomen C7 und C8. Der Unterarm der Probanden wird in einer konkaven Armschiene aus Plexiglas (Länge: 50 cm; Durchmesser: 13 cm) gelagert. Diese Lagerung ermöglicht eine angenehme Armhaltung und eine Minimierung unerwünschter Bewegungen des Arms.

Antwortmethode Ein parallel zur Reizgeberanordnung und zum Arm angebrachter Sichtschutz verdeckt die Reizgeber. Die Bestimmung des wahrgenommenen Reizortes nehmen die Probanden bei diesem Modell anhand des auf dem Sichtschutz befestigten Lineals vor, ohne die Armposition zu verändern (s. Abb. 5.4c).

Probleme Der Abstand zwischen Reizgebern und Haut bleibt über die Untersuchungssituation hinweg nicht stabil. Kleinste Bewegungen der Probanden führen zur Änderung der Distanz der Reizgeber zur Hautoberfläche und damit zur Änderung der Druckverhältnisse zwischen den beiden Reizgebern.

Reizgeberanordnung 2

Matrix Acht taktile Reizgeber sind in den Boden einer konkaven Armschiene (Plexiglas; Länge: 50 cm; Durchmesser: 13 cm) in einem Abstand von jeweils 1.5 cm auf einer Geraden eingelassen (s. Abb. 5.5a). Der Abstand zwischen den Reizgebern liegt unter der klassischen Zweipunktschwelle des Unterarms (Weinstein, 1968; s. Abb. 2.7, Kap. 2.2.1, S. 21). Die Reizstrecke vom ersten bis zum letzten Reizgeber beträgt 10.5 cm. Im aktiven Zustand erreicht die Stempelspitze einen Überstand von 1 cm.



a Schematische Darstellung der Reizgeberanordnung 2: Acht Reizgeber (L1–L8) sind in den Boden der konkaven Armschiene eingelassen. Die Probanden lesen die wahrgenommene Reizposition vom Lineal ab.

b Reizgeberpositionen bei Reizgeberanordnung 2: Reizgeberposition 1 (L1) liegt 5 cm vom Handgelenk entfernt und L8 10.5 cm proximal von L1 in der Nähe des Ellenbogengelenks.

Abbildung 5.5: Schematische Darstellung der Reizgeberanordnung 2.

Applikation Der linke Unterarm der Probanden liegt mit der ventralen Seite nach unten in der Armschiene. Die Armschiene ist auf einen in der Höhe verstellbaren Ständer montiert und ersetzt die linke Armlehne des Untersuchungsstuhls. Das gesamte für die Reizung vorgesehene Hautareal hat Kontakt mit dem Boden der Armschiene. Durch den aufliegenden Arm wird ein annähernd gleich bleibender Druck auf die begrenzte Auflagefläche ausgeübt, der bei entsprechender Instruktion der Probanden über die gesamte Untersuchungssituation hinweg einigermaßen stabil bleibt. Eine grobe Kontrolle der Reizorte war durch die Beurteilung des Dermographismus möglich.

Der erste Reizgeber L1 liegt 5 cm proximal vom Processus styloideus ulnae entfernt auf der ventralen Seite des linken Unterarms des Probanden. Der letzte Reizgeber L8 liegt 10.5 cm proximal von L1 in der Nähe des Ellenbogengelenks. Alle acht Reizorte liegen im Dermatome Th1, im Versorgungsgebiet des Nervus cutaneus antebrachii medialis.

Antwortmethode Die Reizgeber werden durch den Arm der Probanden verdeckt. Die Probanden lesen die wahrgenommene Reizposition, ohne die Lage des Arms zu verändern, vom parallel zur Armschiene befestigten Lineal ab. Diese Methode wurde im Verlauf der Untersuchungen durch die Einführung des 3D-Positionsgebers ersetzt (s. Kap. 5.1.4).

Probleme Obwohl sich der Abstand zwischen Reizgeber und Haut bei dieser Form der Applikation über einen Untersuchungsdurchgang hinweg nicht veränderte, gaben die Probanden bei der Nachbefragung an, dass die Reizgeber in der Intensität zu diskriminieren waren. Diese wahrgenommenen Intensitätsunterschiede sind auf zwei Ursachen zurückzuführen: a) Unterschiedliche Nähe der Reizorte zu Druckpunkten (Punkte höchster Empfindlichkeit) in der Haut; b) Unterschiedliches subkutanen Gewebe.

Reizgeberanordnung 3

Bei Reizgeberanordnung 3 wird das Problem der wahrgenommenen Intensitätsunterschiede gelöst. Die Form der Matrix und der Applikation sind analog zu Reizgeberanordnung 2. Der einzige Unterschied besteht in der Einführung einer Möglichkeit zur Justierung der Reizgeber. Die Aktuatoren sind mit einem Feingewinde ummantelt und können in die ebenfalls mit einem Feingewinde versehenen Öffnungen am

Boden der Armschiene eingedreht werden. Durch diese Vorrichtung kann die Intensität jedes einzelnen Reizgebers verändert werden, indem sein Abstand zum Reizort verringert oder vergrößert wird. Die Anpassung kann in relativ feinen Abstufungen vorgenommen werden: Eine Umdrehung entspricht 1 mm Hub. Die Position der Reizgeber wird, nachdem die Intensität für jeden Probanden individuell in einer Vergleichsprozedur eingeschätzt und angepasst wurde, mit einer Feststellschraube fixiert.

Applikation Die Positionierung der Reizgeber auf die ventrale Seite des linken Unterarms wird in Abhängigkeit von der Lage des *Musculus Flexor carpi radialis* vorgenommen. Alle Reizgeber sollen möglichst auf den Muskelbauch auftreffen, um Unterschiede in der Wahrnehmung der Reizintensität oder Qualität durch unterschiedliches subkutanen Gewebe zu verhindern. Gegenüber den vorherigen Applikationen ist dadurch die Position der Reizgeber in Richtung Ellenbogengelenk verschoben.

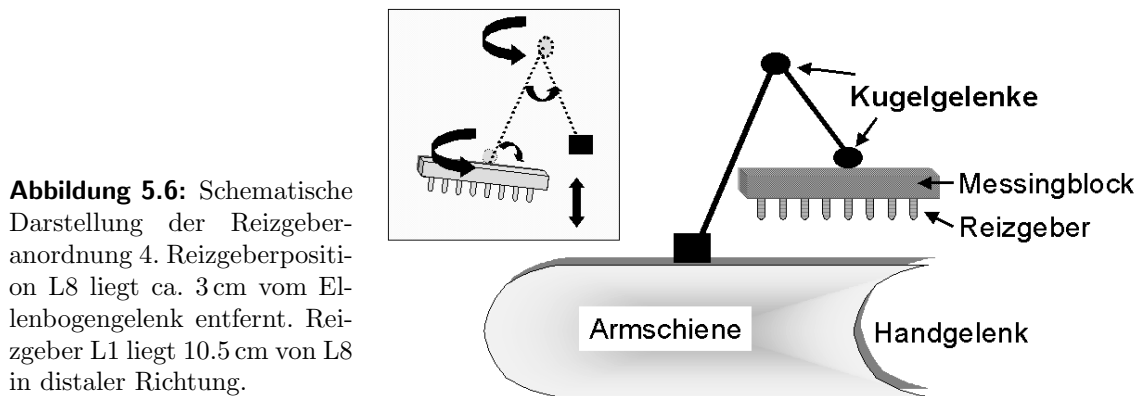
Reizgeberanordnung 4

Der experimentelle Aufbau bei Reizgeberanordnung 2 und 3 weicht von dem Aufbau ab, den Geldard und seine Kollegen in ihren Studien zum Saltationsphänomen verwendeten (Geldard & Sherrick, 1986; s. Abb. 3.8, Kap. 3.1.7, S. 39). Die Reize werden mit Reizgeberanordnung 2 und 3 von unten auf den ventralen Unterarm der Probanden appliziert, während bei Geldard und seinen Kollegen die Reize von oben auf den dorsalen Unterarm appliziert wurden (Geldard & Sherrick, 1986; s. Anhang A.1, S. 259). Bei Reizgeberanordnung 2 und 3 ergeben sich besondere Anforderungen bezüglich der Ausführung der Reizantworten der Probanden. Der Proband kann die wahrgenommene Reizposition nicht in der Nähe der tatsächlichen Reizfläche auf dem ventralen Unterarm anzeigen, sondern muss den Reiz auf die dorsale Seite „projizieren“, um dort die Position anzuzeigen. Die Angaben könnten durch diesen Umstand verzerrt werden. Aufgrund dieser Überlegungen wurde Reizgeberanordnung 4 angefertigt, bei der die Reize von oben auf den dorsalen Unterarm vorgegeben werden.

Matrix Acht Reizgeber mit Feingewindemantel sind in gleichmäßigen Abständen von 1.5 cm in eine Halterung (Messing 15 x 2 x 2 cm) eingedreht. Der Abstand der Reizgeber zur Haut ist justierbar und kann mit einer Feststellschraube fixiert werden. Die Halterung ist am Ende eines Stabarms befestigt, der durch zwei Kugelgelenke

Bewegungen in allen Richtungen (vertikal und horizontal) ermöglicht. Die Winkel der beiden Gelenke können fixiert werden. Der Stabarm ist in der Mitte der Längsachse der Armschiene befestigt. Durch diese Vorrichtung kann die Matrix in jede beliebige Position über dem in der Schiene liegenden Arm des Probanden gebracht werden (s. Abb. 5.6).

Um die Positionierung der Matrix auf der dorsalen Seite des Unterarms des Probanden zu erleichtern, wurde auf der Unterseite der Halterung eine 5 mm dicke und 2 cm breite konkave Form (Plastik) mit Öffnungen für die Reizgeber angebracht. Diese passt sich der Wölbung des Unterarms an, so dass ein guter Kontakt zwischen Matrix und Haut gegeben ist.



Applikation Die Reizgeberanordnung wird mit der Plastikschiene nach unten auf den dorsalen linken Unterarm aufgesetzt und die Winkel des Stabarms in dieser Position fixiert. Das Gewicht der Halterung von 666 gr übt einen einigermaßen stabilen Druck auf das Reizareal aus. Durch das Gewicht und die konkave Form behält die Reizgeberanordnung auch bei geringen Bewegungen des Arms ihre Position bei.

Die taktilen Reize werden über den Muskelbäuchen der Musculi Extensor carpi radialis und ulnaris appliziert (Versorgungsgebiet der Nervi cutaneus antebrachii medialis und brachii medialis; Dermatome Th1 und C8). Wie bei Reizgeberanordnung 3 liegt das Reizareal näher beim Ellenbogen- als beim Handgelenk.

Antwortmethode Die Reizgeber werden von einem an der Halterung angebrachten Sichtschutz verdeckt. Die wahrgenommene Position des Reizes wird mit einem 3D-Positionsgeber angezeigt (s. Kap. 5.1.4, S. 90). Die Probanden können bei dieser Reizgeberanordnung die Reizpositionen näher am Reizort einschätzen. Der 3D-Positionsgeber wird bei der Antwort 1.5 cm lateral vom physikalischen Reizort an

der Halterung angelegt.

Reizgeberanordnung 5

Reizgeberanordnung 5 wurde für die MRT-Messungen entwickelt. Als Reizort wurde die linke Fußsohle gewählt. Sie hat den Vorteil, gut zugänglich zu sein, wenn der Proband im MRT liegt und der Proband wird nicht durch Geräte in der engen Röhre beeinträchtigt. Weiterhin ist das Repräsentationsareal in SI aufgrund seiner markanten Position am anterioren Teil des postzentralen Gyrus und an der Innenseite des Hemisphärenspalts in anatomischen und funktionellen Aufnahmen des Gehirns gut zu lokalisieren (s. Abb. 5.7). Die Repräsentation der Fußsohle in SI scheint im Verhältnis zum saltatorischen Areal (ca. 13 cm) ausreichend zu sein.

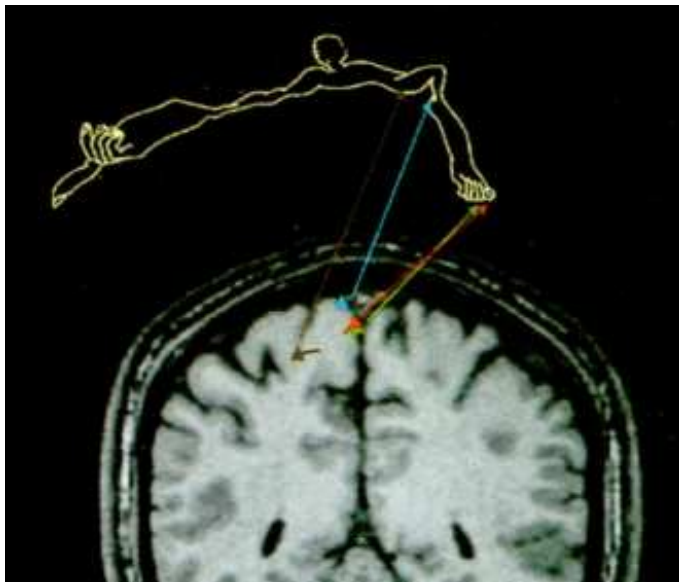
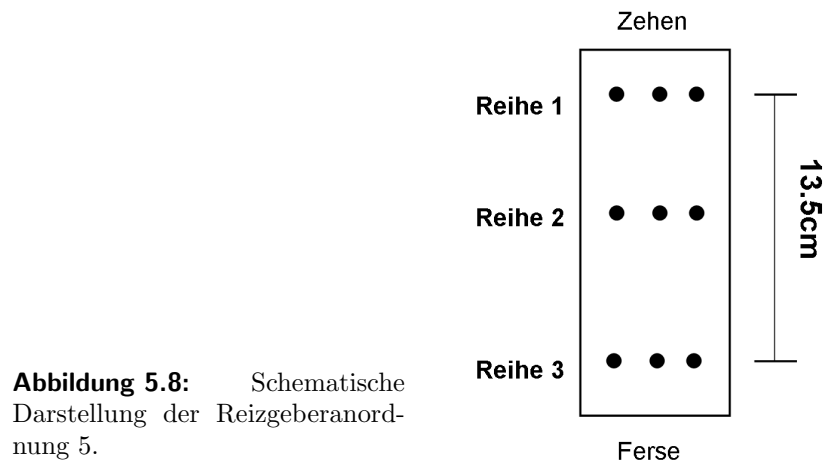


Abbildung 5.7: Repräsentation des Fußes im primären somatosensorischen Kortex. Nach „Somatosensory Homunculus as Drawn by MEG“ von A Nakamura et al., 1998, *NeuroImage*, 7, S. 381. Wiedergabe mit Genehmigung von Elsevier.

Matrix Neun Reizgeber sind auf einer der Fußsohle angepassten Form (Brandsohle, Gr. 42) befestigt. Im ruhenden Zustand bilden die Stempelspitzen mit der Oberfläche der Halterung eine Fläche. Im aktiven Zustand kann die Stempelspitze mit ihrem vollen Hub von 1.1 cm auf die Fußsohle einwirken. Die Reizgeber sind in drei Reihen zu je drei Reizgebern zusammengestellt. Reihe 1 befindet sich an der Fußspitze der Halterung, Reihe 3 liegt 13.5 cm von dieser entfernt am Fußballen. Reihe 2 liegt in der Mitte zwischen den beiden Reihen. Die Reizgeber einer Reihe sind in einer Linie mit einem Abstand von 1.5 cm quer zum Fuß angeordnet (s. Abb. 5.8).



Applikation Die Reizgeberanordnung wird auf die linke Fußsohle aufgesetzt und in dieser Position mit elastischen Bändern fixiert. Reihe 1 liegt auf den Zehballen und Reihe 2 auf der Fußmitte. Beide liegen in den Dermatomen S1 und L5. Reihe 3 liegt entsprechend ihres Abstands zu Reihe 1 auf der Ferse im Dermatome S1. Alle Reihen liegen im Versorgungsgebiet der Nervi plantaris lateralis und medialis.

Antwortmethode Weder Reizgeber noch Reizareal sind während der Applikation der Reize für die Probanden sichtbar. Daher kann die Antwort nicht mit einem parallel zur Reizstrecke verlaufenden Lineal vorgenommen werden. Auch der Einsatz des 3D-Positionsgebers ist im MRT nicht möglich (s. folgendes Kap. 5.1.4). Aus diesem Grund wurde eine möglichst einfache und schnelle Methode gewählt. Die Probanden nehmen eine Distanzschätzung zwischen den applizierten Reizen in Zentimetern vor. Die Abfrage der Schätzurteile erfolgt mündlich durch den Versuchsleiter (Fragebogen s. Anhang A.5, S. 263).

5.1.4 3D-Positionsgeber

Mit einem 3D-Positionsgeber⁵ werden die wahrgenommenen Reizorte in den psychophysikalischen Studien (ausgenommen Vorstudien 1 und 2.1) registriert. Das Sendemodul erzeugt ein elektromagnetisches Feld. Der stiftförmige Empfänger mit integriertem Taster registriert die Raumkoordinaten seiner Spitze relativ zum Sendemodul (s. Abb. 5.9). Die Probanden zeigen mit der Spitze des 3D-Positionsgeber auf den wahrgenommenen Reizort, dessen Koordinaten aufgezeichnet werden. Die Koordinaten werden pro Sekunde von dem Empfänger 60-mal abgefragt. Die statische

⁵ISOTRAK II, Polhemus Inc., Colchester, USA, <http://www.polhemus.com/index.htm>

Genauigkeit für die X-, Y- oder Z-Position des Empfängers liegt bei 2.4 mm (quadratischer Mittelwert). Das räumliche Auflösungsvermögen des Empfängers liegt bei 0.4 mm.

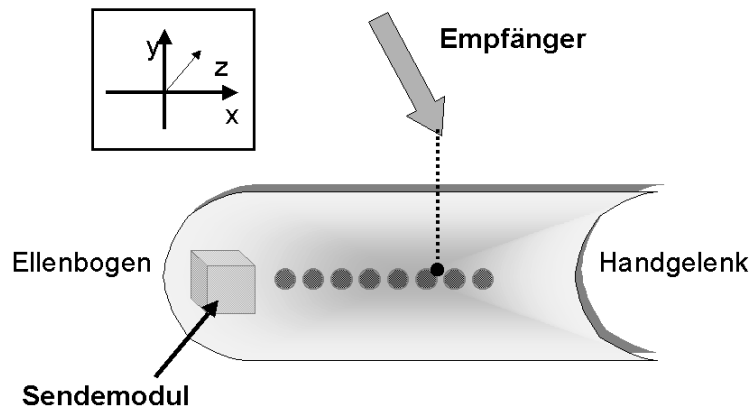


Abbildung 5.9: Funktionsweise des 3D-Positionsgebers: Mittels des stiftförmigen Empfängers, der die Raumkoordinaten seiner Spitze relativ zum Sendemodul aufzeichnet, können die Probanden die wahrgenommenen Reizpositionen anzeigen. Die Basisstrecke verläuft in X-Achsenrichtung parallel zur Armschiene. Von Tastungen, die in Y- oder Z-Richtung von der Basisstrecke ($z = 0$ und $y = 0$) abweichen, wird das senkrechte Lot auf die Basisstrecke gefällt.

Die Daten werden über eine serielle Schnittstelle an einen Computer übertragen. Mit Betätigung des Tasters wird die Abspeicherung des aktuellen Wertes veranlasst. Zu Beginn jeder Sitzung wird eine Basisstrecke von 40 cm parallel zur Armschiene und zur Reizstrecke festgelegt. Die Koordinaten von Anfangs- und Endpunkt dieser Basisstrecke werden mit dem 3D-Positionsgeber markiert und gespeichert. Auf diese Strecke werden alle Tastungen der folgenden Untersuchung bezogen. Von Tastungen, die nicht genau auf dieser Strecke liegen, wird das senkrechte Lot von den jeweiligen Raumkoordinaten aus auf diese Basisstrecke gefällt (s. Abb. 5.9). In die Analyse gehen die Werte auf dieser Basisstrecke ein.

5.1.5 Steuersoftware

Das zur Steuerung der elektrischen Ventile verwendete Computerprogramm VISOR (Schemmel, 1999), wurde im Verlauf der vorliegenden Arbeit verändert. Die erste Version VISORNT/0 verursachte einen Fehler beim Abspielen der Reizabfolgen. Die angestrebten ISI wurden um 50 ms verlängert (s. Anhang A.2, S. 259). Diese Version wurde nur in Vorstudie 1 verwendet. Danach stand für die weiteren Studien eine verbesserte Version VISORNT/1 zur Verfügung. Auf Grundlage dieses Programms wurde die in Hauptstudie 2 verwendete echtzeitfähige VISORLinux/1-

Version hergestellt. Mit dieser ist die zeitgenaue Applikation der experimentellen Paradigmen möglich, die bei einem Betrieb des Programms unter Windows® NT 4.0 nicht vollständig gegeben ist (s. Anhang A.2, S. 259).

5.2 Experimentierumgebung

5.2.1 Psychophysikalische Studien

Die Messungen in den Vorstudien 1, 2 und den Hauptstudien 1 und 2 fanden in den Räumen des Labors für Klinische Psychophysiologie des Otto-Selz-Instituts an der Universität Mannheim statt.

Der Betrieb der Ventile verursacht einen hohen Lärmpegel. Daher wurden sie in den Vorstudien 1, 2 und Hauptstudie 1 im Steuerraum neben dem Untersuchungsraum untergebracht, ebenso wie die Druckluftflasche und der Computer. Im Untersuchungsraum standen der Untersuchungsstuhl und die Reizgeberanordnung. Bei diesem Aufbau ist eine lange Druckluftzuleitung (7 m) von Ventil zu Reizgeber notwendig, die eine starke Dämpfung des Reizverlaufs bewirkt (s. Kap. 5.1.1, S. 79). Daher wurden die Ventilblöcke ab Hauptstudie 2 in einem schallgedämpften Behälter im Untersuchungsraum untergebracht. Bei diesem Aufbau beträgt die Druckluftzuleitung 1 m, wodurch annähernd rechteckförmige Reizverläufe hergestellt werden können.

Da das Herausstoßen und Zurückfallen der Stempel in den Zylindern ein gut hörbares Klickgeräusch verursacht, erhielten die Probanden über Kopfhörer ein weißes Rauschen. Eine Glasscheibe zwischen den beiden Räumen ermöglicht Sichtkontakt mit den Probanden. Die Kommunikation ist über eine Gegensprechanlage möglich.

5.2.2 Studie mit Magnetresonanztomographie

In Hauptstudie 3 wurden die Untersuchungen mit dem 1.5 Tesla (T) Ganzkörpertomographen (Magnetom Vision, Siemens, Deutschland) des Deutschen Krebsforschungszentrums des Universitätsklinikums Heidelberg (Abteilung Biophysik und Medizinische Strahlenphysik, Arbeitsgruppe: Funktionelle und Physiologische Bildgebung mit der Magnetresonanztomographie, Leiter Prof. Dr. L. R. Schad) durchgeführt.

Durch das Magnetfeld des MRT wird der Betrieb elektrischer Geräte gestört. Daher mussten die Ventilblöcke, die Rechnerschnittstelle und der Computer zur Ansteuerung der Ventile in einem Nebenraum untergebracht werden. Die Druckluftzuleitungen zwischen Ventilblock und Reizgeber wurden durch Verbindungsrohre in der Wand zum Tomographen geleitet. Eine Zuleitungslänge von 7 m war hierzu erforderlich. Die Ansteuerung des MRT erfolgte über einen weiteren Rechner, der im Steuerraum stand (s. Abb. 5.10). Die Abfolge der Messungen des MRT und die Applikation der taktilen Reizmuster wurden synchronisiert, indem über den Triggereingang der Rechnerschnittstelle die Abfolge der Reizmuster durch das Signal des Tomographen gesteuert wurde.

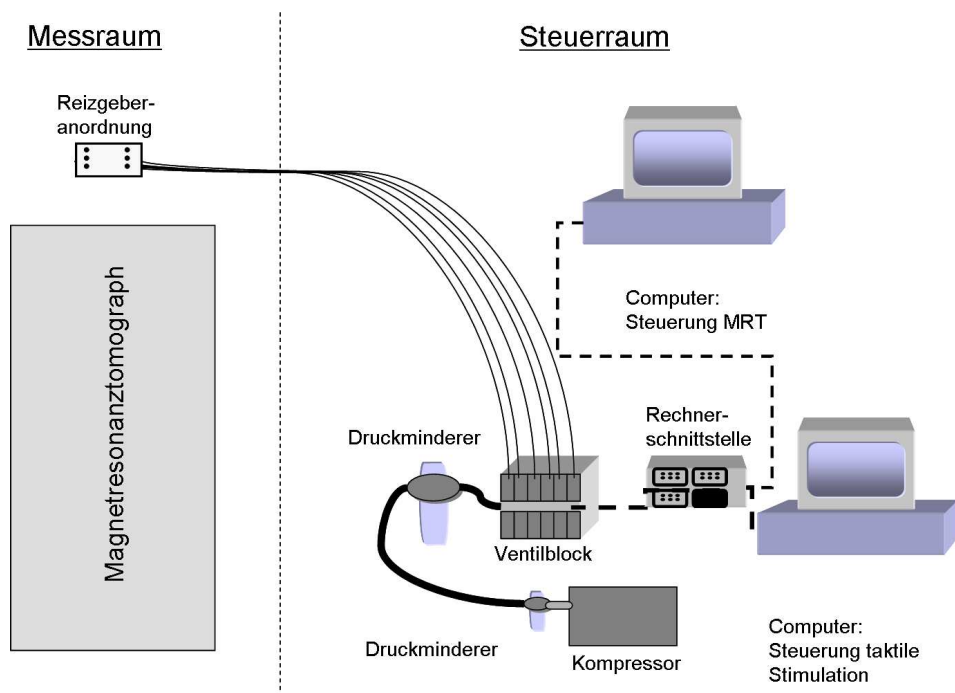


Abbildung 5.10: Schematische Darstellung des Aufbaus der Experimentierumgebung in Hauptstudie 3 (MRT). Die Ventilblöcke werden per Computer über die Rechnerschnittstelle angesteuert. Die mit Druckluft versorgten Ventilinseln leiten diese weiter an die Reizgeber.

Der Versuchsleiter und die Probanden hatten über eine Sichtscheibe zwischen Steuerraum und Messraum Sichtkontakt. Der Proband konnte im Tomographen liegend über einen Umlenkspiegel in den Steuerraum Einsicht nehmen. Über einen Kopfhörer, den der Proband trug, und ein Mikrophon im Tomographen bestand die Möglichkeit der Kontaktaufnahme zwischen Versuchsleiter und Proband.

5.3 Probanden

Insgesamt nahmen 65 Probanden an den 5 Untersuchungen (Vorstudien 1 und 2, Hauptstudien 1, 2 und 3) teil. Die Stichprobe besteht überwiegend aus Studenten der Universität Mannheim, die für ihre Teilnahme mit einem Honorar von 10 DM pro Stunde entlohnt wurden. Ein kleiner Teil der Stichprobe besteht aus Mitarbeitern des Labors für Klinische Psychophysiologie.

Von der Teilnahme ausgeschlossen wurden Diabetiker und Probanden, bei denen eine neurologische Erkrankung (Entzündung der Nerven etc.) vorlag oder speziell die Gefühlbarkeit des linken Armes durch eine Operation oder einen Unfall in Mitleidenschaft gezogen war.

An Hauptstudie 3 nahmen nur Probanden teil, die vorher an einer der psychophysikalischen Studien (an Vorstudie 1, 2, Hauptstudie 1 oder 2) teilgenommen hatten. Vor der Messung mit MRT wurden von einem Mediziner jegliche Risiken, z. B. Herzschrittmacher oder Schwangerschaft, für eine Untersuchung mit MRT ausgeschlossen.

5.4 Experimentelle Prozeduren

Zur Beschreibung der Reizmuster wird die Reizposition (L) und das Stimulus-Onset-Asynchrony-Intervall (SOA⁶) zwischen zwei Reizen herangezogen. Sukzessiv vorgegebene Reize in einem Reizmuster werden mit S0, S1 und S2 bezeichnet. Das Zeitintervall zwischen S0 und S1 wird mit SOA S0–S1 und das zwischen S1 und S2 mit SOA S1–S2 abgekürzt. Die einmalige Vorgabe der Reizabfolge eines Reizmusters wird Trial genannt.

Die Bezeichnungen der Reizmusterklassen – im Folgenden kurz mit Reizmuster bezeichnet – wurde z. T. aus den dahinter stehenden experimentellen Paradigmen abgeleitet. RR steht z. B. für ein Reizmuster, das Geldard (1975, S. 49) als „reduced rabbit“ bezeichnet (s. Kap. 3.1.2, S. 31). URR steht für ein Reizmuster, das Geldard als „utterly reduced rabbit“ bezeichnet.

Die Stimuli haben in den Vorstudien sowie in den Hauptstudien 1 und 3 eine Länge von 40 ms; in Hauptstudie 2 beträgt ihre Länge 20 ms.

⁶SOA bezeichnet das Intervall zwischen dem Beginn des ersten und eines zweiten nachfolgenden Reizes. Der von Geldard und seinen Mitarbeitern (Geldard, 1975, Geldard & Sherrick, 1972, Geldard et al., 1981a, 1981b) verwendete Begriff ISI bezeichnet hingegen das Intervall vom Ende des ersten Reizes bis zum Anfang des zweiten Reizes.

5.4.1 Reizmuster: einzelne Reize (SS)

Dieses Reizmuster besteht aus einem einzelnen Reiz („single stimulus“, SS), der an acht unterschiedlichen Positionen entsprechend der unterschiedlichen Reizgeber (L1–L8) vorgegeben wird. Variiert wird bei diesem Reizmuster der Reizort (s. Abb. 5.11a).

Mit diesem Reizmuster wird der Punktlokalisationsfehler an verschiedenen Reizpositionen untersucht (s. Kap. 2.2.3, S. 22).

5.4.2 Reizmuster: „utterly reduced rabbit“ (URR)

Bei diesem Reizmuster („utterly reduced rabbit“, URR) werden zwei Stimuli (S1 und S2) an zwei verschiedenen Reizorten (L1 und L8) in 10.5 cm Entfernung voneinander vorgegeben. Variiert wird das SOA zwischen S1 und S2. Bei einer Stimuluslänge von 40 ms variiert das SOA von 0 bis 1040 ms. Bei einer Stimuluslänge von 20 ms variiert das SOA von 0 bis 1020 ms (s. Abb. 5.11b).

Mit diesem Reizmuster wird der Saltationseffekt bzw. spatiotemporale Effekte auf die Lokalisation von Reizen untersucht.

5.4.3 Reizmuster: zwei Reize am gleichen Reizort (DS)

Bei diesem Reizmuster werden zwei Stimuli (S1 und S2) am gleichen Reizort (L1) vorgegeben („double stimuli“, DS). Variiert wird das SOA zwischen S1 und S2 mit den Stufen 90, 140, 260 und 1040 ms (bei einer Stimuluslänge von 40 ms; s. Abb. 5.11c).

Mit diesem Reizmuster wird ebenfalls wie mit SS der Punktlokalisationsfehler untersucht. Im Unterschied zu SS wird mit DS erhoben, inwieweit die Schätzwerte für zwei kurz hintereinander vorgegebene Reize am gleichen Reizort übereinstimmen und inwieweit die zeitliche Abfolge der Reize dabei eine Rolle spielt. Mangelnde Übereinstimmung zwischen den Schätzwerten für die beiden Reize könnten z. B. auftreten, wenn der Proband Schwierigkeiten bei der Handhabung des 3D-Positionsgebers (s. Kap. 5.1.4, S. 5.1.4) hat. Reizmuster DS dient somit der Überprüfung der Messmethode: Mangelnde Übereinstimmung der Schätzwerte bei Reizmuster DS müsste eine Veränderung der Messmethode zur Folge haben.

5.4.4 Reizmuster: „reduced rabbit“ (RR)

Bei diesem Reizmuster („reduced rabbit“, RR) werden insgesamt drei Reize appliziert. Die beiden Reize S0 und S1 werden am gleichen Reizort L1 mit einem konstanten SOA von 1040 ms (bzw. 1020 ms) vorgegeben. Der letzte Reiz S2 wird mit Reizgeber L8 vorgegeben. Das SOA zwischen S1 und S2 variiert von 0 bis 1040 ms (bzw. 1020 ms; s. Abb. 5.11d).

Mit der Vorgabe dieses Reizmusters wird der Saltationseffekt bzw. spatiotemporale Effekte auf die Lokalisation von Reizen untersucht.

5.4.5 Reizmuster: Kontrolle (K)

Bei diesem Reizmuster (Kontrolle, K) werden ebenfalls drei Reize appliziert. Der erste Reiz S0 wird immer bei L1 und der letzte Reiz S2 immer bei L8 vorgegeben. Der Reizort von S1 variiert von L1 bis L8. Das SOA zwischen S0 und S1 beträgt konstant 1040 ms; das zwischen S1 und S2 beträgt 300, 340 oder 1040 ms (s. Abb. 5.11e).

Mit dem Vergleich des Punktlokalisationsfehlers bei diesem Reizmuster mit dem bei einzelnen Reizen (SS) wird der Einfluss der Reizanzahl auf die Höhe des Fehlers untersucht. Das Reizmuster ähnelt in der zeitlichen und räumlichen Abfolge dem Reizmuster RR, mit dem Unterschied, dass die Position des mittleren Reizes (S1) tatsächlich variiert und zwischen diesem und dem letzten Reiz (S2) ein langes SOA vorgegeben wird. Bei einem solchen SOA wird nicht erwartet, dass die beiden Reize integriert werden. Eine Verzerrung der räumlichen Wahrnehmung aufgrund des zeitlichen Einflusses sollte nicht stattfinden. Somit kann mit Reizmuster K untersucht werden, inwieweit die Fehllokalisation von Reizen, die bei der Vorgabe des Saltationsreizmusters RR auftreten, auf die Reizanzahl zurückzuführen sind.

5.5 Untersuchungsablauf

Vor Beginn der Untersuchung wurden die Probanden ausführlich in schriftlicher und mündlicher Form über die Studie informiert (s. Anhang A.3, S. 260).

In allen Studien wurde Alter, Gewicht, Größe und Händigkeit der Probanden protokolliert. Bei Untersuchungen am Unterarm der Probanden wurde dieser vermessen und folgende Maße notiert: Armumfang am Handgelenk, unterhalb des Ellenbogengelenks und die Armlänge vom Epicondylus humeris bis zum Processus styloideus

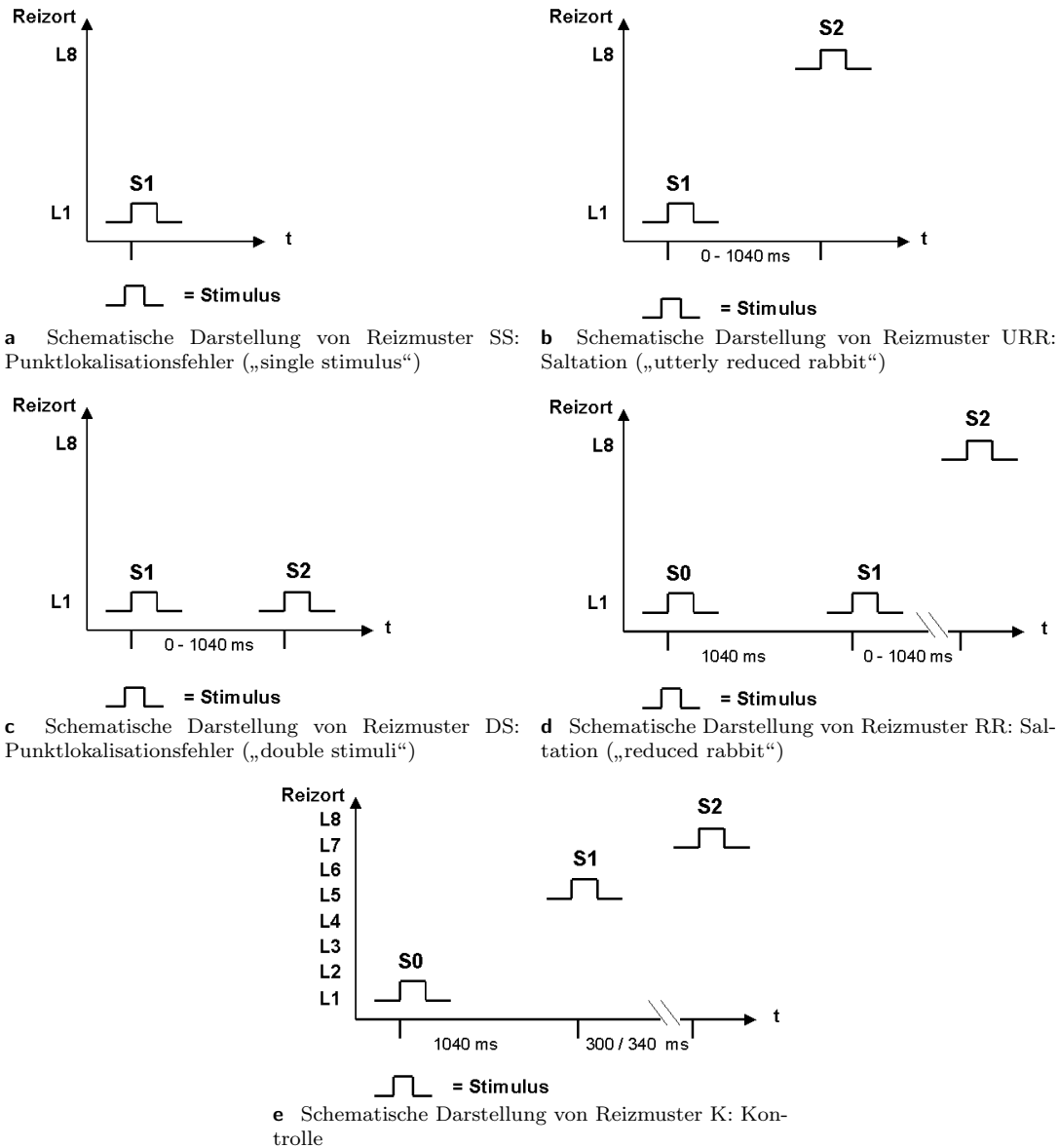


Abbildung 5.11: Schematische Darstellung der experimentellen Prozeduren.

ulnae. Bei Untersuchungen an der Fußsohle der Probanden in Hauptstudie 3 wurde die Schuhgröße des Probanden notiert.

Vor jedem Experiment klärte der Versuchsleiter zunächst, ob ein Ausschlusskriterium vorlag. Probanden mit einer Nickelallergie⁷ oder mit Einschränkungen der taktilen Wahrnehmungsfähigkeit im linken Arm bzw. im linken Fuß aufgrund einer neurologischen Störung oder eines Unfalls wurden von der Studie ausgeschlossen. In Hauptstudie 3 wurden von einem Mediziner zusätzlich bestehende Risiken bezüglich einer Untersuchung mit MRT erhoben und der Proband gegebenenfalls von der Teilnahme an der Studie ausgeschlossen.

Vor Beginn der Untersuchung wurden die Probanden mit dem Untersuchungsaufbau vertraut gemacht und erhielten ausführliche Instruktionen zur Durchführung des jeweiligen Experiments (s. Anhang A.6, S. 264). Ergänzt wurden die Instruktionen durch einen oder mehrere Probedurchläufe. Im Anschluss daran begann die Untersuchung der taktilen Wahrnehmung bzw. die MRT-Messung.

Nach der Untersuchung der taktilen Wahrnehmung wurde in der Nachbefragung erhoben, ob Schwierigkeiten bei der Ausführung des Experiments bestanden. In Hauptstudie 3 konnten während der MRT-Messung die Urteile bezüglich der Reizpositionen nicht abgefragt werden. Daher wurden diese jeweils im Anschluss an die Messungen erhoben (s. Anhang A.5, S. 263).

In den unterschiedlichen Studien wurde jeweils nur ein Teil der verschiedenen Reizmuster vorgegeben. Daher ist im Folgenden der Ablauf der experimentellen Prozeduren innerhalb der Studien einzeln dargestellt.

5.5.1 Vorstudie 1

Die Reize wurden in Vorstudie 1 mit Reizgeberanordnung 1 appliziert (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 1 in Kap. 5.1.3, S. 84). Diese Reizgeberanordnung besteht aus zwei 10 cm voneinander entfernten Reizgebern (L1, L2⁸).

Appliziert wurde Reizmuster RR (s. Kap. 5.4.4, S. 96). Die Reize S0 und S1 wurden bei L1 vorgegeben, S2 bei L2. Jeder Stimulus hatte eine Länge von 40 ms. Das SOA zwischen S1 und S2 variierte von 90 bis 310 ms in Schritten von 20 ms. Aufgrund des Programmfehlers in Version VISORNT/0 (s. Kap. 5.1.5, S. 91) waren die SOA um 50 ms länger als vorgesehen. Die Reizmuster wurden entsprechend der

⁷In den Zylinderaktuatoren ist ein Anteil Nickel enthalten.

⁸Die Position von L2 entspricht in Reizgeberanordnung 1 der Position von L8 bei den Reizgeberanordnungen 2–4.

Länge der SOA zwischen S1 und S2 (SOA S1–S2) zuerst in aufsteigender, dann in absteigender Reihenfolge präsentiert. Eine auf- und absteigende Reihe – zusammen als Block bezeichnet – wurde 7-mal wiederholt.

Der Beginn eines Trials wurde den Probanden jeweils vom Versuchsleiter angekündigt. Nach Vorgabe des Trials wurden sie aufgefordert anzugeben, wie viele Reize sie wahrgenommen hatten und wo die Reize lokalisiert waren (s. Anhang A.6.2, S. 264). Insgesamt wurden 168 Trials vorgegeben (504 Stimuli). Die Untersuchung dauerte ungefähr 30 Minuten.

5.5.2 Vorstudie 2

In Vorstudie 2 wurde Reizgeberanordnung 2 verwendet (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 2 in Kap. 5.1.3, S. 85). Die Präsentation der Reizmuster wurde mit dem Programm VISORNT/1 gesteuert (s. Kap. 5.1.5, S. 91). Appliziert wurde nur Reizmuster RR (s. Kap. 5.4.4, S. 96). Die Reize S0 und S1 wurden bei Reizort L1 und S2 bei L8 vorgegeben. Die Stimuluslänge betrug jeweils 40 ms. Das SOA zwischen S1 und S2 wurde von 40 bis 260 ms in Schritten von 20 ms variiert.

Vor Beginn der taktilen Stimulation erfolgte eine Ankündigung durch den Versuchsleiter. Aufgrund von Ergebnissen aus Vorstudie 1 (s. Kap. 6.4, S. 121), die eine deutliche unerwartete Fehllokalisation des Ankündigungsreizes (S0) bei Reizmuster RR aufzeigten, wurde in Vorstudie 2 die Anzahl der Wiederholungen der Trials vor der Abfrage erhöht. Als Grund für diese Fehllokalisation wurden Gedächtniseffekte vermutet, die mit den Wiederholungen vor der Abfrage verhindert werden sollten. Jeder Trial wurde in Vorstudie 2 10-mal wiederholt, wobei zwischen den Trials jeweils eine Pause von 3000 ms lag. Erst nach diesen Wiederholungen wurden die Probanden aufgefordert anzugeben, wie viele Reize sie innerhalb eines Trials wahrgenommen haben und dann die Angaben zu den Reizpositionen zu machen (s. Anhang A.6.3, S. 265). Die unterschiedlichen Trials wurden in pseudorandomisierter Abfolge vorgegeben.

In Vorstudie 2.1 wurde die Abfolge der unterschiedlichen Trials innerhalb einer Sitzung zweimal wiederholt. Insgesamt wurden 260 Trials vorgegeben (780 Stimuli) und 26 Urteile über die Positionen der Reize in einem Trial abgefragt. Die Untersuchung dauerte 30 Minuten.

In Vorstudie 2.2 wurde die Abfolge der unterschiedlichen Trials innerhalb einer Sitzung nur einmal vorgegeben; dafür fanden Messungen an drei unterschiedlichen Terminen statt. Innerhalb eines Termins wurden 130 Trials vorgegeben (390 Stimuli)

und 13 Urteile über die Reizpositionen erhoben. Ein Messtermin dauerte 20 Minuten.

5.5.3 Hauptstudie 1

In Hauptstudie 1 wurde die Reizgeberanordnung 2 (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 2 in Kap. 5.1.3, S. 85) verwendet. Die Präsentation der Reizmuster wurde mit dem Programm VISORNT/1 gesteuert (s. Kap. 5.1.5, S. 91). Appliziert wurden Reizmuster SS, URR, DS, RR und K (s. Kap. 5.4, S. 94ff.). Die Stimuluslänge betrug jeweils 40 ms.

Bei Reizmuster SS wurden einzelne Reize an den Orten L1, L4 und L8 vorgegeben. Bei Reizmuster DS wurden jeweils 2 Reize (S1, S2) bei Reizort L1 vorgegeben. Das SOA zwischen S1 und S2 wurde mit 90, 140, 260 und 1040 ms variiert. Bei Reizmuster RR wurden S0 und S1 bei Reizort L1 mit einem SOA von 1040 ms vorgegeben und S2 bei Reizort L8. Das SOA S1–S2 wurde in Schritten von 20 ms von 40 bis 260 ms variiert. Bei Reizmuster K wurde ebenfalls S0 bei Reizort L1 vorgegeben und S2 bei Reizort L8. Variiert wurde der Reizort von S1. Dieser Reiz wurde an jedem der 8 unterschiedlichen Reizorte (L1–L8) vorgegeben. Das SOA zwischen S1 und S2 variierte zwischen 300 und 340 ms.

Die verschiedenen Trials wurden den Probanden in pseudorandomisierter Abfolge vorgegeben, wobei sich jeweils Trials unterschiedlicher Reizmuster abwechselten. Vor jedem Trial erfolgte eine Ankündigung durch den Versuchsleiter. Jeder Trial wurde im Abstand von 3000 ms 10-mal wiederholt. Erst nach der 10-maligen Wiederholung eines Trials wurden die Probanden aufgefordert anzugeben, wie viele Reize sie innerhalb des Trials wahrgenommen hatten und die Reizpositionen anzuzeigen. Diese Prozedur wurde an drei Messterminen wiederholt. In einem Messtermin wurden insgesamt 280 Trials vorgegeben (780 Stimuli) und 28 Schätzurteile über die Lokalisation der Reize in den Trials erhoben. Ein Messtermin dauerte 50 Minuten.

5.5.4 Hauptstudie 2

In Hauptstudie 2 wurde bei Gruppe 1 Reizgeberanordnung 3 (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 3 in Kap. 5.1.3, S. 86) und bei Gruppe 2 Reizgeberanordnung 4 (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 4 in Kap. 5.1.3, S. 87) verwendet. Die Präsentation der Reizmuster wurde mit dem Programm VISORLinux/1 gesteuert (s. Kap. 5.1.5, S. 91). Die Stimuli hatten eine Länge von 20 ms.

Intensitätsvergleich

Bei dieser Prozedur wurde zunächst der Referenzstimulus bei L1 appliziert und nach einem Intervall von 1000 ms der zu vergleichende Zielreiz bei einer der Positionen L2–L8.

Die Reizgeber wurden in der Reihenfolge von L8 bis L2 (in absteigender Serie) mit L1 verglichen. Jedes Vergleichspaar wurde viermal vorgegeben und das Urteil der Probanden nach jeder Vorgabe erhoben (s. Anhang A.6.5, S. 267). Nach Vorgabe der gesamten Serie wurden die Reizgeber entsprechend der Urteile der Probanden adjustiert und alle Vergleichspaare in einem erneuten Durchgang vorgegeben. Die Durchgänge wurden wiederholt, möglichst bis die Probanden für alle Reizgeberpaare keine Intensitätsunterschiede mehr wahrnahmen. Aus zeitlichen Gründen mussten die Wiederholungen auf maximal 4 Durchgänge beschränkt werden. Die Prozedur dauerte bis zu 30 Minuten.

Die Reizgebereinstellung wurde wie folgt vorgenommen: Lautete das Urteil der Probanden bei 4 Abfragen pro Vergleichspaar mehr als zweimal „schwächer“, wurde die Intensität des betreffenden Reizgebers erhöht. Lautete das Urteil der Probanden mehr als zweimal „stärker“, wurde die Intensität des betreffenden Reizgebers vermindert. Bei mehr als zwei Entscheidungen für „gleich“ oder zweimal „stärker“ und zweimal „schwächer“ wurde die Reizgeberintensität nicht verändert.

Experimentelle Prozedur

In Hauptstudie 2 wurden die Reizmuster SS, URR und RR appliziert (s. Kap. 5.4, S. 94). Bei Reizmuster SS wurden einzelne Stimuli (S1) an jeder möglichen Reizposition (L1–L8) vorgegeben. Die acht unterschiedlichen Trials wurden in pseudorandomisierter Reihenfolge innerhalb eines Blocks vorgegeben. Ein Block wurde 6-mal wiederholt.

Bei Reizmuster URR wurde S1 bei Reizposition L1 vorgegeben, S2 bei L8. Das SOA S1–S2 wurde von 0 bis 1020 ms variiert. Die insgesamt 19 Trials wurden in pseudorandomisierter Reihenfolge innerhalb eines Blocks vorgegeben. Ein Block wurde 6-mal wiederholt.

Bei Reizmuster RR wurden S0 und S1 bei Reizposition L1 vorgegeben, S2 bei L8. Das SOA S1–S2 wurde wie bei Reizmuster URR von 0 bis 1020 ms variiert. Innerhalb eines Blocks wurden die 19 Trials in pseudorandomisierter Reihenfolge vorgegeben. Ein Block wurde 6-mal wiederholt.

Die 6 Blöcke der drei unterschiedlichen Reizmuster (SS, URR, RR) wurden in pseudorandomisierter Reihenfolge zusammengestellt. Appliziert wurden insgesamt 276 einzelne Trials (618 Stimuli) zu denen entsprechend 276 Urteile über die wahrgenommene Lokalisation der Reize erhoben wurden. Die Untersuchung dauerte ca. 45 Minuten.

Die Probanden wurden vor jedem Trial informiert, zu welchem Reizmuster (SS, URR oder RR) der folgende Trial gehörte. Nach der Reizvorgabe wurden die Probanden aufgefordert, die wahrgenommen Reizposition anzugeben (s. Anhang A.6.6, S. 267).

5.5.5 Hauptstudie 3

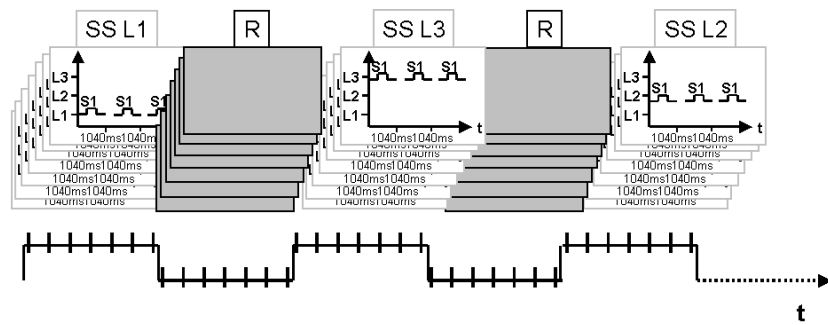
Verwendet wurde in Hauptstudie 3 die Reizgeberanordnung 5 (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 5 in Kap. 5.1.3, S. 89). Die Reizgeberanordnung besteht aus drei Reizgeberreihen. Die Reihen L1 und L3 sind 13.5 cm voneinander entfernt; L2 liegt in der Mitte zwischen diesen beiden. Die Präsentation der Reizmuster wurde mit dem Programm VISORNT/1 gesteuert (s. Kap. 5.1.5, S. 91). Die Stimuluslänge betrug 40 ms. Insgesamt wurden drei unterschiedliche Messungen durchgeführt.

Stimulus Präsentation

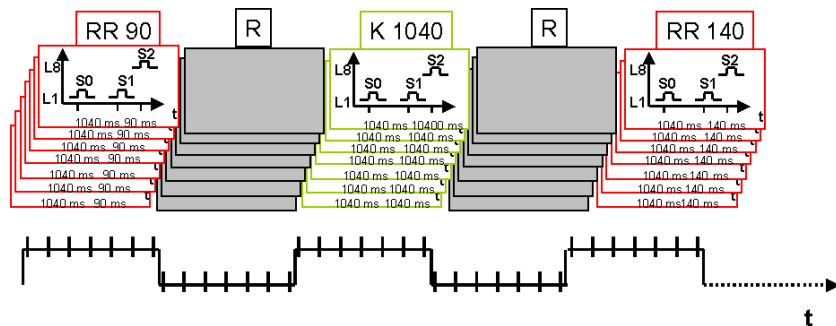
In Messung 1 wurde Reizmuster SS vorgegeben. Die Reize wurden jeweils mit dem mittleren Reizgeber einer der drei Reihen (L1, L2, L3) vorgegeben. Blöcke mit jeweils 21 Trials des Reizmusters bei einer der drei Reizpositionen wechselten sich ab, wobei innerhalb eines Blocks der einzelne Reiz im Abstand von 1 s vorgegeben wurde. Jeder Block wurde 4-mal wiederholt. Insgesamt wurden in einem Messdurchgang 84 Trials (252 Stimuli) vorgegeben.

In den Messungen 2 und 3 wurden insgesamt zwei unterschiedliche Reizmuster RR und K (s. Kap. 5.4.4, S. 96 und Kap. 5.4.5, S. 96) vorgegeben. Bei Reizmuster RR wurden S0 und S1 mit einem SOA von 1040 ms nacheinander bei L1 auf die Zehenballen vorgegeben. S2 wurde bei L3 nach einem SOA von 90 oder 140 ms auf die Ferse vorgegeben. Bei Reizmuster K wurde S0 und S1 mit einem SOA von 1040 ms aufeinander folgend bei L1 vorgegeben. S2 wurde nach einem SOA von 1040 ms bei L3 vorgegeben. In Messung 2 wurden die Reizmuster jeweils mit dem mittleren Reizgeber der Reihen appliziert (Bedingung 1). In Messung 3 wurden die Reizmuster mit allen drei synchron aktivierten Reizgebern der Reihen appliziert

(Bedingung 2).



a Abfolge der experimentellen Prozeduren in Messung 1. Blöcke mit 21 Trials von Reizmuster SS (Einzelne Reize) bei L1, L2 und L3 wechseln sich mit Ruhephasen (R) ab. Die Messung eines Volumens erfolgt während der Abfolge von je drei Trials (innerhalb eines Zeitraums von 3 s). In den Ruhephasen erfolgt eine Messung aber keine taktile Stimulation.



b Abfolge der experimentellen Prozeduren in Messungen 2 und 3. Blöcke mit je 7 Trials von Reizmuster RR 90 („reduced rabbit“) mit einem SOA S1–S2 von 90 ms, Reizmuster RR 140 („reduced rabbit“) mit einem SOA S1–S2 von 140 ms und Reizmuster K (Kontrolle) wechseln sich mit Ruhephasen (R) ab. Die Messung eines Volumens erfolgt während der Präsentation eines Trials (innerhalb eines Zeitraums von 3 s). In den Ruhephasen erfolgt eine Messung aber keine taktile Stimulation.

Abbildung 5.12: Abfolge der experimentellen Prozeduren in Hauptstudie 3.

Messdurchgänge

Anatomische Aufnahme Zunächst wurden Aufnahmen mit einer T1-gewichteten MPRAGE-Sequenz (Magnetization-Prepared-Rapid-Gradient-Echo-Sequenz) durchgeführt. Anhand dieser wurde die Schnittlage der nachfolgenden fMRT-Messungen gewählt.

Funktionelle Aufnahme Durchgeführt wurden drei aufeinander folgende Messungen. In Messung 1 wurden einzelne Reize vorgegeben. In der folgenden Messung 2 wurden die spatiotemporalen Reizmuster (RR und K) mit den mittleren Reizgebern der Reizreihen (Bedingung 1) vorgegeben. Im zweiten Messdurchgang wurden die Reize jeweils mit den drei Reizgebern einer Reihe vorgegeben (Bedingung 2).

Die funktionellen Aufnahmen wurden mit einer T2*-gewichteten EPI-Sequenz aufgenommen (Echo-Planar-Imaging-Sequenz; Flipangle = 90° , FOV = $240 \times 240 \text{ mm}^2$, Matrix = 128×128). Ein Volumen besteht aus 6 sagittalen Schnitten (TH = 4 mm), die nahe der Mittellinie positioniert wurden. Ein vollständiges Volumen wurde innerhalb von 3 s aufgenommen (TR = 3 s; TE = 54 ms).

In einem Messdurchgang wechseln sich Stimulationsphasen, in denen die taktilen Reizmuster vorgegeben wurden, mit Ruhephasen (R), in denen keine taktile Stimulation durchgeführt wurde, ab (s. Abb. 5.12). In der Stimulationsphase in Messung 1 wurden 21 gleiche Trials des Reizmusters SS vorgegeben und mit der Vorgabe von drei Trials ein Volumen aufgenommen. In den Messungen 2 und 3 wurden Reizmuster RR und K vorgegeben und mit jeder Trialvorgabe ein Volumen aufgenommen. Innerhalb eines Messdurchgangs wurden 12 Stimulationsphasen durchgeführt (s. Abb. 5.12). In den Ruhephasen wurden ebenfalls 7 Volumen aufgenommen. Die Dauer einer Messung betrug 8.4 Minuten.

Über die vom Tomographen abgegebenen Triggersignale, die den Beginn der Messung eines Volumens anzeigen, wurde die taktile Reizung gesteuert. Die Schätzurteile der Probanden bei Messung 2 und 3, ob Saltation stattgefunden hat, wurden jeweils am Ende eines Messdurchgangs abgefragt. Bei Messung 1 wurden keine Schätzurteile über die wahrgenommene Position der Reize erhoben.

5.6 Experimentelles Design

Die Versuchspläne der verschiedenen Studien unterscheiden sich. Daher werden sie ausführlich in den entsprechenden Kapiteln (s. Kap. 6, 7, 8, 9 und 10) dargestellt. In Tabelle 5.1 ist eine Übersicht über alle verwendeten Bedingungsvariationen für eine Stimuluslänge von 20 ms dargestellt. Bei einer Stimuluslänge von 40 ms müssen zu den SOA entsprechend 20 ms addiert werden. Bei den Versuchsplänen aller Studien handelt es sich um faktorielle Experimente mit Messwiederholungen.

Tabelle 5.1: Übersicht über die Reizmuster und ihre Bedingungsvariationen.

SS	URR	DS	RR	K
Reizort S1	SOA S1–S2 [ms]	SOA S1–S2 [ms]	SOA S1–S2 [ms]	Reizort S1
L1	0	70	0	L1
L2	20	120	20	L2
L3	40	240	40	L3
L4	60	1020	60	L4
L5	70		70	L5
L6	80		80	L6
L7	100		100	L7
L8	120		120	L8
	140		140	
	160		160	
	180		180	
	200		200	
	220		220	
	240		240	
	260		260	
	366		366	
	516		516	
	725		725	
	1020		1020	

Anmerkungen: Reizmuster SS: einzelne Reize; Reizmuster DS: zwei Reize am gleichen Reizort; Reizmuster URR: Saltationsreizmuster „utterly reduced rabbit“; Reizmuster RR: Saltationsreizmuster „reduced rabbit“; Reizmuster K: Kontrolle. Variiert wird bei Reizmuster RR, URR und DS das Zeitintervall (SOA) zwischen Reiz S1 und S2. Bei Reizmuster K und SS wird der Reizort (L) von Reiz S1 variiert.

5.7 Statistische Auswertung der psychophysikalischen Daten

5.7.1 Transformation der Rohdaten

In die statistische Auswertung gehen die Angaben der Probanden über die Reizposition in Millimeter ein. Anhand des Lineals gemachte Angaben können direkt übernommen werden. Bei der Anzeige mit dem 3D-Positionsgeber werden die aufgezeichneten Raumkoordinaten der wahrgenommenen Reizposition in Millimeter umgerechnet. Hierfür wurde zu Beginn jeder Messung eine 40 cm lange Basisstrecke parallel zur Reizgebermatrix festgelegt (s. Abb. 5.13). Von Tastungen, die in Y- oder Z-Richtung von der Basisstrecke ($z=0$ und $y=0$) abweichen, wird das senkrechte Lot auf die Basisstrecke gefällt. Die Skalenwerte auf dieser Strecke variieren von 0 (= 0 cm) bis 1 (= 40 cm).

Die Schätzwerte für die Stimuli (S) werden durch die folgende Formel in Millimeter

transformiert. Dabei wird gleichzeitig die Reizposition L1 als Nullpunkt gesetzt.

$$S \text{ [mm]} = \text{Skalenwert} \times 400 - L1 \text{ [mm]}$$

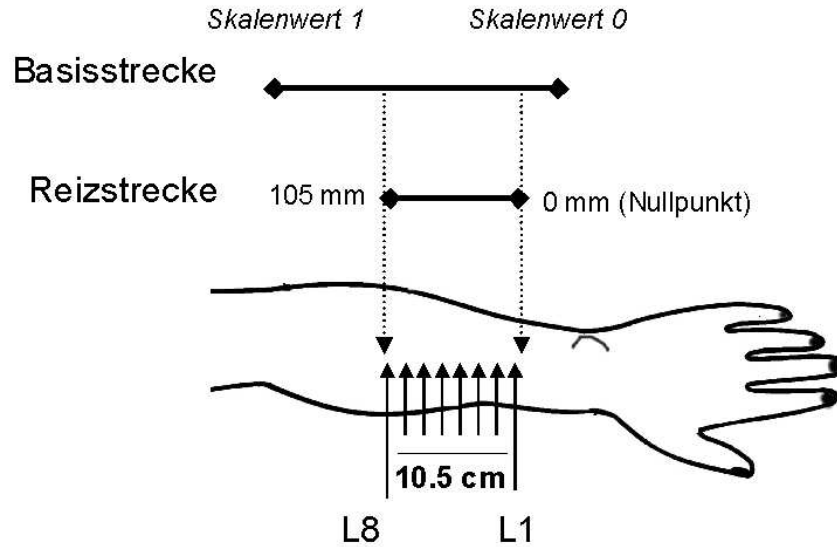


Abbildung 5.13: Transformation der Messwerte des 3D-Positionsgebers. Die Rohdaten sind Skalenwerte, die sich auf die Basisstrecke beziehen. Diese werden in Millimeter transformiert und die Reizgeberposition L1 als Nullpunkt gesetzt.

Insgesamt gehen in die Auswertung nur die Abweichungen der geschätzten von den physikalischen Reizpositionen ein, die parallel zur Basisstrecke verlaufen, d. h. auf dem Unterarm in der proximal-distalen Richtung liegen (unabhängig davon, ob die Abfrage mit Lineal oder dem 3D-Positionsgeber gemacht wird). Diese Anordnung wurde gewählt, da die Reizstrecke auf dem Unterarm von proximal nach distal verläuft und nach Geldard und Sherrick (1972) beim Saltationseffekt die wahrgenommene Ortsverschiebung eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu dem nachfolgenden räumlich entfernten Reiz auf der Strecke zwischen den beiden physikalischen Reizpositionen liegt. Da in der vorliegenden Arbeit die Untersuchung des Saltationseffekts im Vordergrund steht und daher die Abweichungen in Richtung der Reizstrecke von Interesse sind, konzentriert sich die Auswertung der Daten auf diesen Ausschnitt.

Rohdaten in Hauptstudie 3 (MRT) In Hauptstudie 3 werden nur Trials der Reizmuster RR und K mit jeweils drei Reizen vorgegeben. Die beiden Reize S0 und S2 werden an den beiden 13.5 cm entfernten Reizorten L1 und L2 vorgegeben.

Aufgabe der Probanden ist es die Distanz (D1) zwischen diesen Reizen zu schätzen. Die Position des mittleren Reizes (S1) geben die Probanden als Prozentwert bezogen auf die Strecke D1 an.

Die Angaben über die wahrgenommene Strecke D1 werden unverändert übernommen. Die prozentualen Angaben über die Lokalisation des mittleren Reizes ($S1_{rel}$) werden in Zentimeter umgerechnet, so dass die Strecke zwischen S0 und S1 (D2) resultiert.

$$D2 = \frac{D1}{100} \times S1_{rel}$$

5.7.2 Datenvorbereitung

Die von den Probanden abgegebenen Punktlokalisationswerte (in den Vorstudien 1, 2 und den Hauptstudien 1 und 2) wurden fortlaufend im Protokoll gespeichert. Da die Probanden instruiert wurden, die Reizpositionen eines Trials jeweils in der Reihenfolge anzuzeigen, in der sie die Reize wahrgenommen hatten (s. Anhang A.6, S. 264), ist die Information über die wahrgenommene Abfolge der Stimuli eines Trials (URR und RR) durch die Reihenfolge der Schätzwerte im Protokoll codiert (S0, S1, S2 , S0, S1, S2).

Bei kurzen SOA wurde die Abfolge der Reize von den Probanden nicht immer richtig wahrgenommen und wiedergegeben (s. Kriterien in Kap. 5.7.5; s. Ergebnisse in Kap. 8.3.4, Kap. 9.3.2, S. 167 und Kap. 9.3.3, S. 176). Die betroffenen Trials wurden entsprechend markiert und die Schätzwerte in die Reihenfolge gebracht, die der physikalischen Reihenfolge entspricht.

Fehlende Werte wurden durch den Mittelwert der Stichprobe für diese Bedingung ersetzt, allerdings nur, wenn pro Proband nicht mehr als 5 % der Trials der gesamten Untersuchung fehlende Werte aufwiesen. Dies war nur bei einem Proband in Hauptstudie 2 der Fall. Fehlende Werte können z. T. bei Reizabfolgen mit sehr kurzen SOA auf ein mangelndes zeitliches Auflösungsvermögen zurückzuführen sein.

Reihenfolgefehler und z. T. auch fehlende Werte können daher systematische Fehler sein, die aufgrund der kurzen SOA-Intervalle bei spatiotemporalen Reizmustern auftreten. Die Behandlung solcher Fehlerarten ist problematisch. In der vorliegenden Studie wurde aufgrund der verwendeten statistischen Verfahren, die z. T. empfindlich gegenüber Missings sind, die Entscheidung für eine Verwendung dieser Trials nach der eben beschriebenen Bearbeitung getroffen. In den Ergebnissen zu den einzelnen Studien finden sich jeweils Angaben zur Häufigkeit des Auftretens dieser Fehler.

5.7.3 Messparameter

In die Auswertung der Daten gehen die Abweichungswerte ein, die in Richtung der Reizstrecke (Strecke zwischen den Reizgebern) vorgenommen werden (s. Kap. 5.7.1, S. 105). Da in der vorliegenden Arbeit die Untersuchung des Saltationseffekts im Vordergrund steht, bei dem die subjektiven Schätzungen hauptsächlich in Richtung der Reizstrecke von den physikalischen Reizpositionen abweichen, konzentriert sich die Auswertung der Daten auf diesen Ausschnitt.

Absolute Schätzwerte

Fehllokalisation (ΔS) Die Größe der Abweichung der wahrgenommenen von ihren physikalischen Reizpositionen ΔS wurde wie folgt berechnet:

$$\Delta S [\text{mm}] = S [\text{mm}] - L [\text{mm}]$$

L bezeichnet die physikalische Position des jeweiligen Reizes. L1 wird durch die Transformation als Nullpunkt gesetzt (s. Kap. 5.7.1, S. 105). Daher sind die ΔS - und die S-Werte der bei Reizposition L1 vorgegeben Stimuli identisch.

$$\Delta S_{L1} = S_{L1} - L1 = S_{L1} - 0 \text{ mm} = S_{L1}$$

Vom Wert der geschätzten Reizposition (S) wird der Wert der physikalischen Position (L) abgezogen. Ein *negatives* ΔS bedeutet, dass der Proband die Reize in distale Richtung verschoben wahrgenommen hat. Bei einem *positivem* ΔS hat sich der Proband in proximale Richtung verschätzt. In Analysen mit diesem Wert geht die Information über die Richtung der Fehllokalisation mit ein. Der im Folgenden verwendete Begriff „Fehllokalisation“ bezieht sich auf den Messwert ΔS . Der Begriff „Lokalisation“ bzw. „Punktlokalisation“ hingegen bezieht sich auf den Schätzwert S.

Zur statistischen Auswertung wurde der Messparameter ΔS verwendet, da die Abweichung der Einschätzung der Reizposition von der physikalischen bei allen Fragestellungen im Mittelpunkt steht und die Richtung der Abweichung insbesondere beim Saltationseffekt von Bedeutung ist. In den Abbildungen werden die S-Werte abgetragen, um das Verhältnis der geschätzten Reizpositionen (S) zur physikalischen Reizstrecke zu demonstrieren.

Da sich die subjektiven Schätzwerte (S) und die Abweichungswerte (ΔS) direkt auf die physikalische Strecke beziehen und somit absolute Beträge (Einheit: Millimeter) sind, werden diese in Abgrenzung zum Messparameter $S_{1\text{rel}}$ auch absolute Schätzwerte genannt.

Lokalisationsfehler ($|\Delta S|$) Bei Berichten über die Höhe des „Lokalisationsfehlers“ wird, wie in der Literatur üblich (s. Weinstein, 1968; Hamburger, 1980), der Betrag von ΔS ($|\Delta S|$) verwendet (Erläuterungen zum Lokalisationsfehler s. auch Kap. 2.2.3, S. 22). Der Lokalisationsfehler – im Folgenden auch „Punktlokalisationsfehler“ genannt – ist ein Maß für die Distanz zwischen wahrgenommenem und physikalischem Reizort, bei dem die Richtung der Abweichung nicht relevant ist.

Relative Schätzwerte ($S_{1\text{rel}}$)

Bei der Berechnung des relativen Schätzwertes $S_{1\text{rel}}$ wird die wahrgenommene Position von S_1 in Bezug zur Strecke zwischen den geschätzten Werten von S_0 und S_2 gesetzt.

$$S_{1\text{rel}} = \frac{S_1 - S_0}{S_2 - S_0} \times 100$$

$S_{1\text{rel}}$ ist ein Prozentwert und erinnert daher an die von Geldard und seinen Kollegen (Geldard & Sherrick, 1972, 1990) mit dem Herstellungsverfahren erhobenen Werte (s. Kap. 3.1.7, S. 39). Bei diesem Verfahren ist es die Aufgabe der Probanden das Zeitintervall zwischen S_1 und S_2 so einzustellen, dass S_1 eine vorher definierte Marke bei 0, 25, 50, 75, 100 % der Strecke zwischen den Reizgebern erreicht. Die mit dem Herstellungsverfahren erhobenen Werte beziehen sich daher auf die physikalische Strecke zwischen den Reizgebern, während sich die $S_{1\text{rel}}$ -Werte in der vorliegenden Studie auf die wahrgenommene Strecke zwischen S_0 und S_2 beziehen.

Da sich die Ergebnisse der relativen Schätzwerte $S_{1\text{rel}}$ in weiten Teilen nicht von denen der absoluten Werte unterscheiden, werden im Folgenden nur die Ergebnisse der absoluten Werte berichtet. Auf die relativen Schätzwerte wird eingegangen, wenn sich ein Unterschied zu den absoluten ergibt (z. B. Kap. 9.3.2, S. 167).

5.7.4 Kriterien zur Quantifizierung des Saltationseffekts

In der vorliegenden Studie wurden die folgenden Kriterien zur Bestimmung eines Saltationseffekts in Anlehnung an Geldard und Sherrick (1972; s. auch Kap. 3.1.2, S. 31) gewählt.

Das Hauptkriterium bezieht sich auf die Abhängigkeit der Lokalisation von S1 vom Intervall SOA S1–S2. Je kleiner das SOA ist, desto stärker sollte S1 in Richtung von S2 fehllokalisiert werden (s. auch Kap. 3.1.2, S. 31). Bei Berechnung der Regression von $\Delta S1$ auf SOA S1–S2 drückt sich dieser Zusammenhang in einem negativen Steigungsparameter β aus (s. Abb. 5.14). Eine Kurve, die den Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S1 und mehreren Bedingungen SOA S1–S2 beschreibt, wird als Saltationskennlinie bezeichnet.

Kriterium A: Zwischen $\Delta S1$ und SOA S1–S2 besteht ein negativer Zusammenhang (Regressionsparameter $\beta < 0$).

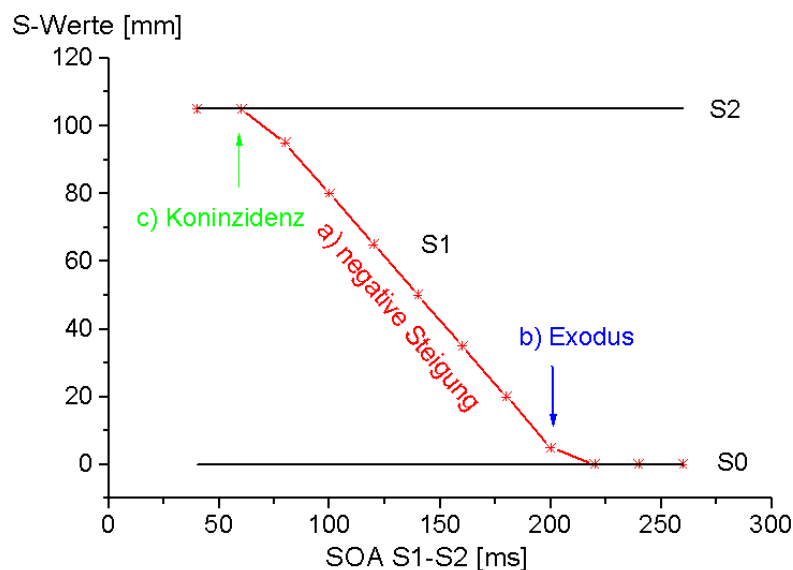


Abbildung 5.14: Kriterien zur Quantifizierung des Saltationseffekts: A) negativer Zusammenhang zwischen $\Delta S1$ und SOA S1–S2. B) Reiz S1 wird ab einem bestimmten SOA S1–S2 in Richtung von S2 fehllokalisiert und fällt daher in der Wahrnehmung nicht mehr mit S0 zusammen. Dieses Kriterium gilt nicht für das Reizmuster RR („utterly reduced rabbit“), da bei diesem Reizmuster der Ankündigungsreiz fehlt. C) Die Kennlinien von S1 und S2 fallen bei entsprechend kleinem SOA S1–S2 in der Wahrnehmung der Probanden zusammen.

Geldard und Sherrick (1972) beschreiben beim Saltationseffekt den Exodus- und den Koinzidenzpunkt (s. Abschnitt: Interstimulusintervall in Kap. 3.1.2, S. 33). Mit Exoduspunkt bezeichnen sie das Zeitintervall zwischen S1 und S2, an dem S1 in der Wahrnehmung seinen physikalischen Reizort verlässt. Als Koinzidenzpunkt bezeichnen sie das Zeitintervall zwischen S1 und S2, bei dem der fehllokalisierte Reiz (S1) räumlich mit dem physikalischen Reizort des nachfolgenden Reizes (S2) zusammenfällt (s. Abb. 5.14). Die beiden Punkte beschreiben Anfang und Ende der

Kennlinie des Saltationseffekts. Sie grenzen den Zeitbereich ein, innerhalb dessen die beiden aufeinander folgenden Reize S1 und S2 integriert werden.

Bei Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975, S. 49; Geldard & Sherrick, 1972, 1990) beziehen sich Anfangs- und Endpunkte der Saltationskennlinie auf die physikalische Reizstrecke. Im Unterschied zum experimentellen Aufbau bei Geldard und Sherrick (1972, 1990; s. Kap. 3.1.7, S. 39) sind die Reizgeber in der vorliegenden Studie für die Probanden nicht sichtbar. Eine visuelle Verankerung der physikalischen Reizstrecke findet daher nicht statt und die Lokalisation von S1 wird in Bezug zur taktilen Repräsentation des Reizareals vorgenommen. Daher wird in der vorliegenden Arbeit bei der Bestimmung des Anfangs- und Endpunktes der Saltationskennlinien Bezug auf das perzeptive Reizareal genommen (geschätzte Positionen von S0 und S2) und nicht auf die physikalische Reizstrecke (physikalische Positionen von S0 und S2). Für dieses Vorgehen sprechen auch die Ergebnisse von Kilgard und Merzenich (1995) zur Fehllokalisation von S2. Bei neutraler Instruktion wird nach diesen Autoren S2 ebenso von S1 angezogen wie umgekehrt (s. Kap. 3.1.3, S. 33). Die wahrgenommene Position des Koinzidenzpunktes von S1 und S2 kann daher deutlich von der physikalischen Reizposition von S2, die Geldard und Sherrick (1972) als Koinzidenzpunkt definieren, abweichen.

Kriterium B: Die wahrgenommene Position von S1 weicht positiv von der von S0 ab, wobei das Zusammenfallen von S1 und S0 innerhalb des gleichen Messdurchgangs mit verschiedenen SOA S1–S2 zumindest einmal zu beobachten sein sollte (Exodus).

Kriterium C: Bei entsprechend kleinem SOA entspricht die wahrgenommene Position von S1 der von S2 (Koinzidenz).

Bei der Bestimmung der Anfangs- und Endpunkte der Saltationskennlinien muss der Punktlokalisationsfehler und die technisch bedingte Reliabilität des 3D-Positionsgebers in Betracht gezogen werden. Möglicherweise nimmt der Proband S0 und S1 am gleichen Reizort wahr, seine Antworten unterliegen aber einem bestimmten Messfehler. In Hauptstudie 1 unterscheiden sich z. B. die Schätzungen der Reizpositionen für zwei nacheinander vorgegebene Reize am gleichen Reizort im Mittel um 5 mm (vgl. Abschnitt: Punktlokalisation zweier aufeinander folgender Reize in Kap. 8.3.1, S. 141). Auch ein technisch bedingter Fehler, der im Bereich der statischen Genauigkeit des 3D-Positionsgebers (2.4 mm) liegt, kann auftreten. Daher wird für

das Zusammenfallen der Reize ein Toleranzbereich von 10 mm definiert, innerhalb dessen die beiden Reize liegen sollten.

Da bei Reizmuster URR kein Ankündigungsreiz S0 vorgegeben wird, kann der Exodus-Punkt nach der hier verwendeten Definition bei diesem Reizmuster nicht bestimmt werden.

5.7.5 Kriterien zur Quantifizierung von Fehlern in der Wahrnehmung der zeitlichen Reizabfolge

Die zeitliche Schwelle, ab der zwei Reize als distinkte Ereignisse wahrgenommen werden, liegt in der taktilen Wahrnehmung bei 5 ms (Cholewiak & Collins, 1991). Die Schwelle, ab der die Reihenfolge von 2–3 Reizen richtig wahrgenommen und wiedergegeben werden kann, liegt etwas höher bei ungefähr 20 ms (Hill & Bliss, 1968; s. Kap. 2.2.5, S. 26). Die Reizposition wird trotz fehlerhafter Reihenfolge richtig wiedergegeben, zumindest wenn wie in der Studie von Hill und Bliss (1968) eine grobe Zuordnung der Reizorte zu Fingersegmenten gefordert ist.

Ein Teil der in der vorliegenden Studie verwendeten Zeitintervalle liegt im Bereich dieser Schwellen. Die im Folgenden beschriebenen Fehler sind daher, wenn sie bei kurzen Zeitintervallen auftreten, vermutlich auf ein mangelndes zeitliches Auflösungsvermögen zurückzuführen und werden in der vorliegenden Arbeit in diesem Sinne interpretiert:

1. Unterschätzung der Reizanzahl: Dieser Fehler spricht dafür, dass zwei Reize nicht diskriminiert werden können.
2. Reihenfolgefehler: Die räumliche Abfolge der geschätzten Reizpositionen entspricht nicht ihrer physikalischen bzw. der erwarteten Abfolge.

Die Reihenfolgefehler werden aus dem Datensatz post hoc geschlossen. Die erwartete Reihenfolge bzw. räumliche Abfolge wird wie folgt definiert:

$$S0 [\text{mm}] \leq S1 [\text{mm}] \leq S2 [\text{mm}]$$

Ein Reihenfolgefehler wird somit angenommen, wenn z. B. der im Protokoll mit S1 bezeichnete Reiz einen deutlich höheren Lokalisationswert bekommt als der mit S2 bezeichnete Reiz und wenn das SOA zwischen den beiden Reizen kurz ist (< 200 ms).

Von einem Reihenfolgefehler wird wie schon erwähnt nur ausgegangen, wenn zwischen den Stimuli ein kurzes Zeitintervall liegt. Diese Bedingung verhindert, dass

segregative Prozesse, die nach Wiemer et al. (2000) bei langen ISI (> 200 ms) auftreten sollen, als Zeitfehler fehlinterpretiert werden. Wiemer et al. (2000) nehmen an, dass bei langen Zeitintervallen (> 200 ms) zwischen zwei räumlich getrennten Reizen, die Distanz zwischen diesen überschätzt wird (s. Kap. 2.1.5, Abb. 2.5, S. 14). Bei der Lokalisation der Reize könnte dies dazu führen, dass S1 räumlich von S2 weiter entfernt lokalisiert wird als S0 ($S1 < S0 < S2$). Bei einem kurzen Zeitintervall (< 200 ms) wird eine solche Abfolge als Reihenfolgefehler interpretiert.

5.7.6 Statistik

Maße der zentralen Tendenz Bei allen Studien wurden faktorielle Untersuchungsdesigns mit Messwiederholungen pro Bedingung und Proband verwendet. Um eine Unterschätzung der Streuung der Messwerte zu verhindern, werden die Maße der zentralen Tendenz – Mittelwert (M) und Standardabweichung (SD) – in der vorliegenden Arbeit jeweils aus den probandenweise berechneten Mittelwerten (über die Messwiederholungen pro Bedingung hinweg) ermittelt. Zur Beurteilung der intraindividuellen Streuung der Daten innerhalb der Stichprobe wird der Mittelwert der probandenweise berechneten Standardabweichungen verwendet ($\overline{SD}_{Pb[mm]}$).

Bei den statistischen Verfahren, die nicht zur Anwendung bei Messwiederholungsdesigns geeignet sind (wie die verwendeten nonparametrischen Verfahren), werden die probandenweise ermittelten Mittelwerte in der Analyse verwendet. Die Streuung der Werte um die Mittelwerte wird mit den Standardabweichungen angegeben, da die Verteilung der Werte in den vorliegenden Studien dem Kriterium der Normalverteilung genügt.

Die Anzahl der Beobachtungen, die jeweils in einen Messwert eingehen, der in einer Abbildung dargestellt ist oder in einer statistischen Analyse verwendet wird, ist wie folgt gekennzeichnet:

N_{Ges} = Anzahl der Beobachtungen innerhalb der Stichprobe

N_{Pb} = Anzahl der Beobachtungen pro Proband

Nonparametrische Verfahren Zur Beurteilung der Höhe der Fehllokalisation wurde mit der SAS-Prozedur UNIVARIATE für die ΔS -Werte der Wilcoxon-Signed-Rank-Test durchgeführt. Getestet wurde in den Hauptstudien 1 und 2, ob eine signifikante Abweichung der Fehllokalisationswerte von Null vorliegt.

Der Vergleich der in den Hauptstudien 1 und 2 erhobenen Fehllokalisationswerte (ΔS) bei unterschiedlichen Reizmustern wurde ebenfalls mit dem Wilcoxon-Signed-Rank-Test der SAS-Prozedur UNIVARIATE durchgeführt. Überprüft wurde, ob die Differenz zwischen den Werten bei gleicher Reizposition von Null verschieden ist.

Die Beurteilung des Saltationseffekts (Reizmuster RR und URR) wird in den Vorstudien 1 und 2 aufgrund der geringen Stichprobengröße nonparametrisch mit dem Trendtest von Page (1963) vorgenommen. Auch in Hauptstudie 1 fiel aufgrund der geringen Anzahl von Messwiederholungen pro Proband die Wahl auf diesen Test. Beurteilt wird der Zusammenhang zwischen der Größe von $\Delta S1$ und dem SOA zwischen S1 und S2. Die Vorgehensweise wurde dem Buch von Bortz und Lienert (1998, S. 177ff.) entnommen und die dort abgebildeten Signifikanztabellen verwendet. Die Analyse wurde mit Hilfe von in unserer Arbeitsgruppe entwickelten SAS-Skripten durchgeführt.

Die Analyse des Zusammenhangs von $\Delta S2$ und $\Delta S0$ mit $\Delta S1$ und SOA wurde mit der Rangkorrelation von Spearman (1904, 1906) mit der SAS-Prozedur CORR vorgenommen.

Parametrische Verfahren In Hauptstudie 2 wurde mit einer Mixed-Model-Analyse (MMA; Verbeke & Molenberghs, 1997) mit Messwiederholung überprüft, ob kausale Einflüsse der Faktoren Reizort bzw. SOA, Position der Trials in der Reizsequenz (NR) und der Messwiederholungen (Block) auf die Höhe der Fehllokalisation der Reize (ΔS) bestehen. Durchgeführt wurde die Überprüfung mit der SAS-Prozedur MIXED und der Option REPEATED. Innerhalb dieser Prozedur wurde auch mit einem Gruppenfaktor überprüft, ob der Applikationsmodus einen Effekt auf die Fehllokalisationen hat (s. Kap. 9, S. 157). Als Teststatistik wurde die F-Statistik verwendet.

α -Adjustierung Die α -Adjustierung wird in den Hauptstudien 1 und 2 nach der Bonferroni-Holm-Methode vorgenommen (s. Anhang B.4.4, S. 291 und Anhang B.5.5, S. 300). Bei diesem Verfahren werden die p-Werte der verschiedenen Einzeltests, die an einer Stichprobe durchgeführt werden, der Größe nach geordnet. Die Signifikanzen werden nach folgender Formel korrigiert: $\alpha'[i] = \frac{\alpha}{n+1-i}$, wobei n für die Gesamtzahl der durchgeführten Tests und i für den Ordinalwert des unkorrigierten p steht. Das Alpha-Niveau wurde in beiden Studien mit 0.01 festgelegt.

In den Vorstudien 1 und 2 wurde aufgrund der geringen Stichprobengröße die

Anzahl der Tests gering gehalten und daher auf eine α -Adjustierung verzichtet.

5.8 Statistische Auswertung der MRT-Daten

5.8.1 Vorbereitung der Daten

Die Vorbereitung der MRT-Daten wurde mit dem Computerprogramm AFNI (Cox, 1996) durchgeführt. Nach der Bewegungskorrektur der funktionellen Aufnahmen (Prozedur 3dvolreg) wurden die Daten zeitlich und räumlich gefiltert. Bei der zeitlichen Filterung (Prozedur 3dTsmooth) wurde ein Tiefpassfilter mit einer Hammingcharakteristik von 9s verwendet. Die Zeitkonstante der Filterung ist mit diesem Wert der hämodynamischen Antwortfunktion angepasst. Die räumliche Filterung (Prozedur 3dmerge) wurde auf der Basis eines Gauss-Filters (FWHM = 4 mm) vorgenommen.

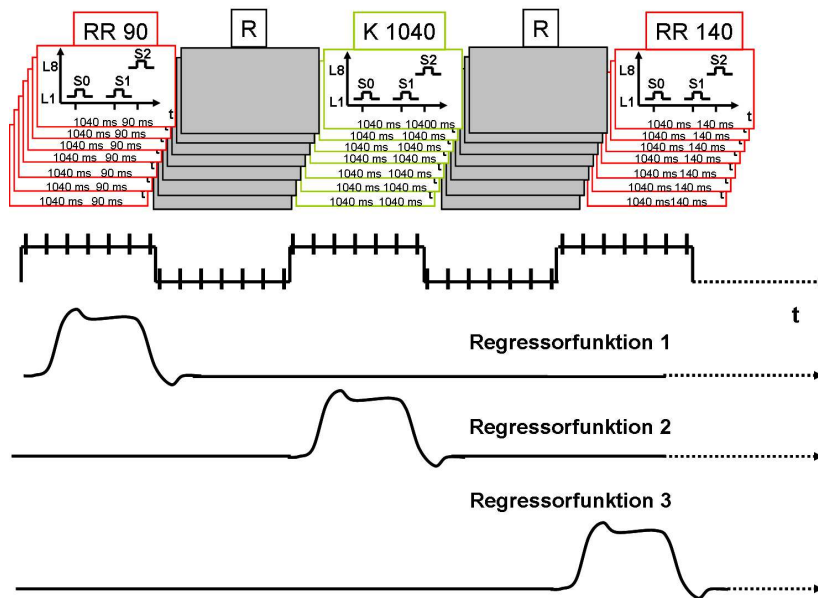


Abbildung 5.15: Referenzfunktionen, die als Regressoren pro Stimulationsbedingung in die Auswertung der fMRT-Daten eingehen. RR 90, RR 140 und K bezeichnen die drei unterschiedlichen Reizmuster (bei Stimulation mit einzelnen Reizen SS geht analog zur vorliegenden Darstellung pro Stimulationsbedingung L1, L2 und L3 ein Regressor in die Auswertung ein). R steht jeweils für Messung unter Ruhebedingungen, d. h. ohne Stimulation.

5.8.2 Funktionelle Analyse

Die Analyse der Daten wurde nur innerhalb der interessierenden Region (region of interest; ROI) um den Gyrus Postcentralis vorgenommen. In der weiteren Auswertung wurden für jeden Messdurchgang eines Probanden Parameterbilder erstellt. Die Auswertung erfolgte mit einer multiplen linearen Regressionsanalyse (Prozedur 3dDeconvolve), in die mehrere Referenzfunktionen als Regressoren eingingen (Worsley & Friston, 1995). Die Referenzfunktionen bilden die Abfolge der Stimulationsphasen je Bedingung ab. Die rechteckigen Stimulationsfunktionen wurden mit einer aus zwei Gammafunktionen gebildeten Funktion gefaltet, die die hämodynamische Funktion modelliert. Die Regression wurde mit einem F-Test auf Signifikanz getestet. In den Aktivierungsbildern wurden die Regressionskoeffizienten bildpunktweise entsprechend ihrer Intensität abgebildet. Als Schwelle wurde die globale F-Statistik gewählt (s. Anhang A.7, S. 271). Getestet wird, ob im Signal nur Komponenten zu finden sind, die als Rauschen klassifiziert werden (ein konstanter, ein linearer Trend und ein unabhängiger zufällig variierender gausscher Anteil). Mit dem allgemeinen linearen Modell wurde getestet, ob Unterschiede in der Aktivierung zwischen den Reizbedingungen einer Messung auftreten (Cox, 1996).

6 Vorstudie 1: Entwicklung der Methoden

Im Vordergrund dieser Studie steht die Entwicklung der Experimentierumgebung und die Prüfung dieser auf Tauglichkeit zur Herstellung der sensorischen Saltation (Geldard, 1975; Geldard & Sherrick, 1972). Für den Aufbau waren zunächst folgende Überlegungen leitend:

- Der Aufbau sollte so weit wie möglich an den von Geldard & Sherrick (1986) angeglichen werden.
- Die Reizgeber sollten verdeckt sein, um evtl. visuelle Verankerung der Reizwahrnehmung zu unterbinden.
- Es soll das kernspintaugliche pneumatische Reizgerät (s. Kap. 5.1, S. 79) verwendet werden, um unter gleichen Reizbedingungen zentralnervöse Korrelate erheben zu können.

6.1 Fragestellung

Im Mittelpunkt steht die Frage nach der Herstellbarkeit des Saltationseffekts mit dem pneumatisch betriebenen Reizgerät (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothesen 1 und 2). Zur Feststellung eines Saltationseffekts wird auf das Hauptkriterium Bezug genommen, dass ein negativer Zusammenhang zwischen der Größe der Fehllokalisation eines Reizes und der Größe des Zeitintervalls zum nachfolgenden Reiz besteht (s. Kap. 5.7.4, S. 109). Ein Reiz wird umso stärker in Richtung des räumlich getrennten nachfolgenden Reizes fehllokalisiert, je kürzer das Zeitintervall zwischen den Reizen ist.

Die Güte des experimentellen Aufbaus soll daran gemessen werden, ob der Saltationseffekt zuverlässig hergestellt werden kann. Der Effekt sollte bei allen Probanden

und Messungen auftreten (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 2). Neben den Fragen zur Herstellbarkeit des Saltationseffekts wird untersucht, ob es zu einer symmetrischen Anziehung der beiden zeitlich kurz aufeinander folgenden Reize bei Vorgabe von Reizmuster RR kommt. Erwartet wird in Anlehnung an Kilgard und Merzenich (1995), dass der letzte Reiz (S2) in Abhängigkeit vom Zeitintervall zum vorhergehenden Reiz fehllokalisiert wird (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 7).

6.2 Methodik

Stichprobe An dieser Untersuchung nahmen 4 Probanden, davon zwei weibliche, teil. Das Alter der Probanden lag zwischen 22 und 29 Jahren ($M = 26.5$). Alle Probanden waren Rechtshänder.

Apparatur Verwendet wurde Reizgeberanordnung 1 (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 1 in Kap. 5.1.3, S. 84). Die Reizgeber wurden mit einem Vordruck von 5 bar bei einer Zuleitungslänge von 7 m betrieben (s. Angaben zur Charakteristik des Reizverlaufs in Kap. 5.1.1, S. 79). Mit den zwei 10 cm voneinander entfernten Reizgebern (L1, L2) wurde die dorsale Seite des Unterarms stimuliert. Am parallel zur Reizgeberanordnung angebrachten Lineal lasen die Probanden den Wert der wahrgenommenen Reizposition ab (s. Abb. 6.1).

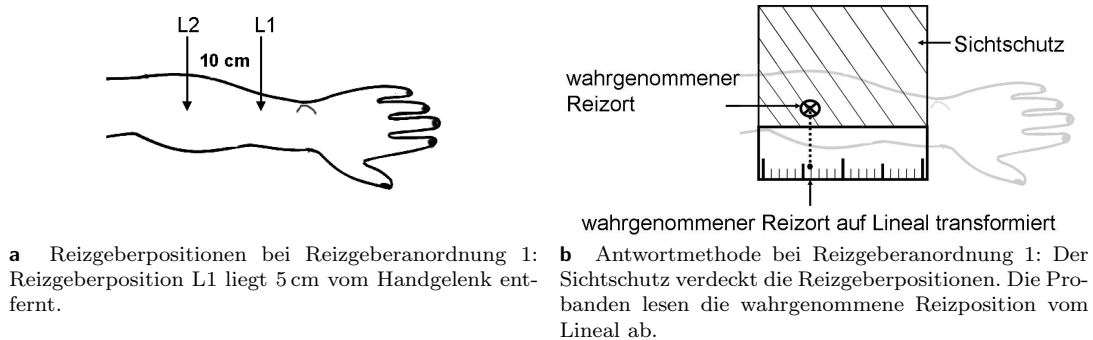


Abbildung 6.1: Experimenteller Aufbau in Vorstudie 1.

Experimentelles Design Vorgegeben wurden Trials aus der Reizmusterklasse RR (s. Kap. 5.4.4, S. 96). Die Reize S0 und S1 wurden bei L1 vorgegeben, S2 bei L2. Jeder Stimulus hatte eine Länge von 40 ms. Das SOA zwischen S1 und S2 variierte von 90 bis 310 ms in Schritten von 20 ms (s. Tab. 6.1). Insgesamt gibt es 12 unterschiedliche Trials mit unterschiedlichen Bedingungen SOA S1–S2. Die Trials wurden

entsprechend der Größe von SOA S1–S2 in aufsteigender (Abfolge 1) und dann in absteigender Abfolge (2) präsentiert. Ein Block mit jeweils einer aufsteigenden und absteigenden Abfolge wurde 7-mal wiederholt.

Bei dem vorliegenden Untersuchungsplan handelt es sich um ein faktorielles Design mit wiederholten Messungen auf den Faktoren SOA mit 12 Stufen (SOA S1–S2: 90–310 ms) und Abfolge mit 2 Stufen (s. Tab. 6.1). Insgesamt finden 7 Replikationen statt (Block).

Tabelle 6.1: Experimentelles Design der Vorstudie 1

	Block				
	1		...		7
	Abfolge		...		Abfolge
	1	2	...	1	2
	SOA S1–S2 [ms]				
	90	90	...	90	90
	110	110	...	110	110
	130	130	...	130	130
	150	150	...	150	150
	170	170	...	170	170
	190	190	...	190	190
	210	210	...	210	210
	230	230	...	230	230
	250	250	...	250	250
	260	260	...	270	270
	290	290	...	290	290
	310	310	...	310	310

6.3 Ergebnisse

6.3.1 Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“

Das Zeitintervall SOA S1–S2 hat einen signifikanten Einfluss auf die Größe von $\Delta S1$ (Trendtest nach Page: $u = -3.02$, $p = 0.0013^{***}$). Reiz S1 wird umso stärker in proximale Richtung fehllokalisiert, je kleiner SOA S1–S2 ist (s. Abb. 6.2). Die Abfolge der Reizmuster hat keinen Einfluss auf die Höhe dieses Zusammenhangs (s. Anhang B.1.1, S. 273).

Auffällig ist die im Mittel über alle SOA S1–S2-Bedingungen hinweg auftretende konstante Fehllokalisation von S0 in proximale Richtung ($\Delta S0$: $M = 49.68$ mm; $SD = 20.41$ mm). S2 wird hingegen nur in geringem Ausmaß in distale Richtung fehllokalisiert ($\Delta S2$: $M = -0.95$ mm; $SD = 23.18$ mm). Das Zeitintervall SOA S1–S2 hat einen Einfluss auf die Fehllokalisation von S2 (Trendtest nach Page: $u = 2.38$,

$p = 0.0087^{**}$). Reiz S2 wird umso stärker in distale Richtung fehllokalisiert, je kleiner SOA S1–S2 ist (s. Abb. 6.2).

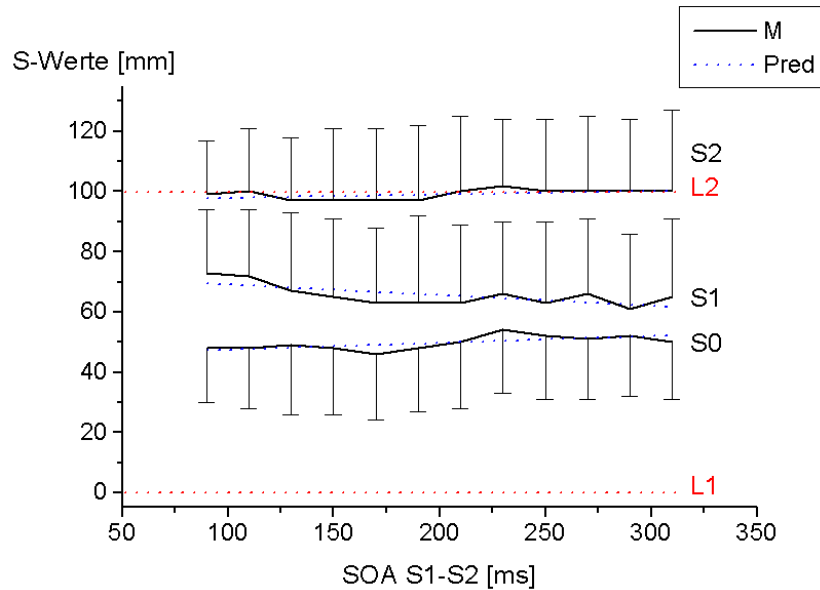


Abbildung 6.2: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“. Mittlere Schätzwerte und Standardabweichungen der probandenweise berechneten Mittelwerte ($n = 4$; $N_{Pb} = 14$) der Lokalisationen von S0, S1 und S2 in Abhängigkeit von SOA S1–S2 (M; schwarze Linie). Die gestrichelten blauen Linien bezeichnen die Regressionsgeraden (Pred). Die roten gestrichelten Linien bezeichnen die physikalischen Reizpositionen von S0 und S1 bei L1 und von S2 bei L2. Der Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA S1–S2 lässt sich mit einem linearen Modell nicht optimal beschreiben. Der Anteil aufgeklärter Varianz ist als niedrig zu beurteilen (R^2 (S1) = 0.0073; s. Anhang B.1.1, S. 273).

Die Strecke zwischen L1 und L2 wird in der Wahrnehmung unabhängig vom Zeitverlauf der Stimulation von 100 auf etwa 50 mm komprimiert (s. Abb. 6.2; Anhang B.1.2, S. 274). Neben dieser zeitunabhängigen Verzerrung des taktilen Wahrnehmungsraums tritt wie erwartet in Abhängigkeit vom Zeitverlauf der Stimulation der Saltationseffekt auf.

6.3.2 Häufigkeit des Saltationseffekts

Das Hauptkriterium zur Bestimmung eines Saltationseffekts (s. Kap. 5.7.4, S. 109) – ein negativer Zusammenhang zwischen der Größe von $\Delta S1$ und SOA S1–S2 – ist bei 63 % ($N = 35$) der Stichprobe erfüllt. Bei diesem Teil der Stichprobe sind die Steigungsparameter pro Proband, Abfolgebedingung und Block negativ (Regressionsanalyse). In 37 % ($N = 21$) der Fälle besteht eine positiver oder kein Zusammenhang zwischen der Größe der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2. In Tabelle 6.2

sind die Häufigkeiten positiver und negativer Steigungsparameter je Proband aufgelistet. Der negative Zusammenhang zwischen S1 und SOA S1–S2 tritt bei jedem Probanden mehrmals auf, ist aber bei keinem Proband durchgängig zu beobachten.

Tabelle 6.2: Häufigkeit des Saltationseffekts

	Probanden				
	1	2	3	4	Gesamt
$\beta \geq 0$	8 (14 %)	6 (11 %)	4 (7 %)	3 (5 %)	21 (37 %)
$\beta < 0$	6 (11 %)	8 (14 %)	10 (18 %)	11 (20 %)	35 (63 %)
Gesamt	14 (25 %)	14 (25 %)	14 (25 %)	14 (25 %)	56 (100 %)

Anmerkungen: Häufigkeit des Saltationseffekts pro Proband ($n = 4$; $N_{\text{Pb}} = 14$). β : Steigungsparameter der Regression; $\beta \geq 0$: Saltationseffekt ist nicht aufgetreten; $\beta < 0$: Saltationseffekt ist aufgetreten.

Die Saltationskennlinien sind interindividuell sehr unterschiedlich (s. die individuellen Kennlinien in Anhang B.1.3, S. 275). Daher kann die Mittelung der Werte über die Stichprobe zu einer Unter- bzw. Überschätzung des Effekts führen.

6.4 Diskussion

Der Saltationseffekt (Geldard & Sherrick, 1972), in Form einer systematischen Fehllokalisation eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu einem nachfolgenden Reiz, wurde in der vorliegenden Studie repliziert (s. Kap. 6.3.1, S. 119). Wie erwartet wird S1 umso stärker in Richtung zum nachfolgenden Reiz S2 fehllokalisiert, je kleiner das SOA zwischen S1 und S2 ist (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 1).

Der Saltationseffekt trat bei allen Probanden in der Mehrzahl der Messungen auf (63 %). Der Teil der Messungen, bei denen ein Saltationseffekt nicht beobachtet wurde (37 %), ist vermutlich auf die Reizform zurückzuführen. Nach Geldard und Sherrick (1978, S. 3) sind kurze Stimuli mit einem rechteckförmigen Verlauf am besten geeignet Saltation hervorzurufen (s. Kap. 3.1.6, S. 38). Im vorliegenden Versuchsaufbau wurden aber relativ lange Reize (40 ms) mit einem gedämpften Verlauf vorgegeben (s. Angaben zur Charakteristik des Reizverlaufs in Kap. 5.1.1, S. 79) und so die Wahrscheinlichkeit eines Saltationseffekts vermindert. Verursacht wurde der ungünstige Stimulusverlauf durch den niedrigen Vordruck von 5 bar und die lange Druckluftzuleitung vom Ventilblock zum Reizgeber von 7 m.

Die Untersuchung der Verlaufscharakteristik der Stimuli bei einem Vordruck von 5 bar ergab zudem, dass die Reizamplitude der Reizgeber bei wiederholter Messung

variiert (s. Kap. 5.1.1, S. 79). Dies führt zu Unterschieden in der wahrgenommenen Reizintensität, die ebenfalls einen Effekt auf das Auftreten des Saltationseffekts haben können. In der nachfolgenden Studie (Vorstudie 2) wurde daher überprüft, ob eine reproduzierbare Reizamplitude, wie sie durch die Erhöhung des Vordrucks auf 7 bar hergestellt wird, für das Auftreten des Saltationseffekts Vorteile bringt.

Weiterhin haben vermutlich die fehlende Andruckskompensation und Fixationsmöglichkeit für den Arm der Probanden ebenfalls zur intraindividuellen Variabilität beim Auftreten des Saltationseffekts beigetragen (vgl. Abschnitt: Reizgeberanordnung 1 in Kap. 5.1.3, S. 84). Daher wurde in der folgenden Studie Reizgeberanordnung 2 verwendet, bei der sowohl eine verbesserte Andruckskompensation als auch eine Fixation des Armes möglich war.

Die interindividuellen Unterschiede zwischen den Saltationskennlinien der Probanden, die sich in den vorliegenden Ergebnissen deutlich zeigen (s. Anhang B.1.3, S. 275), werden auch von Geldard (1975, S. 53; s. auch Abb. 3.4, S. 34) berichtet. Der SOA-Bereich, innerhalb dessen der Saltationseffekt auftritt, variiert von Person zu Person. Vermutlich spiegeln sich darin Unterschiede in den interindividuellen Integrationszeiten wider (Merzenich, Schreiner, Jenkins & Wang, 1993).

Unerwartet zeigt sich in der Wahrnehmung der Probanden eine starke konstante Fehllokalisation von S0 in Richtung zu S2 (s. Abb. 6.2, S. 120). Eine solche Fehllokalisation von S0 wurde von Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975; Geldard & Sherrick, 1972; Geldard et al., 1981a, 1981b) im Rahmen von Untersuchungen des Saltationseffekts nicht berichtet. Die konstante Fehllokalisation von S0 kann nicht im Rahmen des neuronalen Netzwerkmodells von Wiemer et al. (2000) erklärt werden, da das SOA zwischen S0 und S2 zwischen 1020–2040 ms liegt und somit weit außerhalb des Bereiches, in dem die Autoren eine integrative Verarbeitung von Reizen annehmen (< 200 ms). Unerwartet ist nicht nur das Auftreten der Fehllokalisation, sondern auch deren Richtung. Da die Reizposition von S0 nahe beim distalen anatomischen Markierungspunkt (Processus styloideus ulnae) liegt, wäre eine Fehllokalisation in distale Richtung zu erwarten gewesen (Green, 1982; s. Kap. 2.2.3, S. 22) und nicht in proximale Richtung zum weiter entfernten zweiten Reizort.

Nach Vorstudie 1 wurde daher angenommen, dass die starke Fehllokalisation von S0 möglicherweise auf Erinnerungseffekte zurückzuführen ist (Cholewiak & Collins, 1991; Hamburger, 1980). Zwischen der Vorgabe von S0 und der Einschätzung der Reizposition liegt verglichen mit den anderen Reizen (S1 und S2) ein deutlich längeres Zeitintervall. Daher wurden in Vorstudie 2 die Trials mehrfach präsentiert bevor

die Probanden die Einschätzungen der Reizorte vornahmen. Dadurch sollte eine stärkere Verankerung der Reizposition von S0 im Gedächtnis bewirkt werden.

Wie sich in den nachfolgenden Studien herausstellte, hat die 10-malige Wiederholung tatsächlich einen Effekt auf die Wahrnehmung der räumlichen Anordnung der Reize, die dann präziser wiedergegeben werden kann. Dies zeigt insbesondere auch der Vergleich der Ergebnisse von Vorstudie 2 und Hauptstudie 1, in denen die Reize 10-mal wiederholt wurden, mit den Ergebnissen von Hauptstudie 2, in denen die Reize jeweils nur 1-mal vorgegeben wurden (vgl. Abb. 7.2, S. 129; Abb. 7.3, S. 130; Abb. 8.4, S. 145 und Abb. 9.4, S. 168). In Hauptstudie 2 trat die konstante Verkürzung der Strecke zwischen S0 und S2 in der Wahrnehmung der Probanden wieder auf, nachdem sie in Vorstudie 2 und Hauptstudie 1 nicht mehr zu beobachten war.

In Anlehnung an die Untersuchung von Kilgard und Merzenich (1995) wurde erwartet, dass auch S2 in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu S1 hin fehllokalisiert wird (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 7). Diese Annahme wird durch die vorliegenden Daten bestätigt. Allerdings zeigt sich keine symmetrische Anziehung der beiden zeitlich assoziierten Reize S1 und S2. Während S1 deutlich in Richtung zu S2 fehllokalisiert wird, ist die umgekehrte Anziehung deutlich weniger stark ausgeprägt (s. Kap. 6.3.1, Abb. 6.2, S. 120). Das Fehllokalisationsmuster der beiden Reize entspricht nach Kilgard und Merzenich (1995) dem bei Lenkung der Aufmerksamkeit auf die Position des physikalischen Reizortes von S2 (L2).

Die Autoren gehen davon aus, dass der Bestimmung der Reizpositionen beim Saltationseffekt ein zweistufiger Prozess zugrunde liegt (vgl. Kap. 3.1.3, S. 33). Zunächst wird die Distanz zwischen den beiden Reizen in Abhängigkeit vom Zeitintervall geschätzt. Dann wird die Lokalisation dieser Distanz in Abhängigkeit von Aufmerksamkeitseffekten vorgenommen (s. Kap. 3.1.3, Abb. 3.6, S. 35). Liegt ein bestimmter Teil der Reizstrecke im Fokus der Aufmerksamkeit, wird die Lokalisation der Reize in diesen Teil vorgenommen. Findet eine Aufmerksamkeitslenkung nicht statt, wird die Aufmerksamkeit gleichmäßig auf die gesamte Reizstrecke verteilt und die beiden Reize werden symmetrisch zueinander hin fehllokalisiert. Eine solche symmetrische Anziehung wäre in der vorliegenden Studie zu erwarten gewesen, da die Aufmerksamkeit der Probanden nicht auf einen bestimmten Teil der Reizstrecke gelenkt wurde. Aufgrund der Ergebnisse muss aber davon ausgegangen werden, dass in der vorliegenden Studie trotz neutraler verbaler Instruktion eine Aufmerksamkeitslenkung stattgefunden hat. Denkbar wäre, dass die experimentellen Bedingungen einen

Effekt hatten. Da die räumliche Abfolge der Reize immer von distal nach proximal verlief, fand mit hoher Wahrscheinlichkeit nach dem Ankündigungsreiz eine Verlagerung der Aufmerksamkeit in Richtung des proximalen Reizgebers L2 statt (Lloyd et al., 1999).

Zusammenfassung Mit dem verwendeten pneumatischen Reizgerät konnte in der Mehrzahl der Fälle ein systematischer Saltationseffekt hergestellt werden (63 %). Die experimentellen Bedingungen erfordern jedoch noch Veränderungen, um die Reproduzierbarkeit des Effekts zu erhöhen (vgl. die Bewertung des Untersuchungsaufbaus in Anhang B.1.4, S. 277).

7 Vorstudie 2: Optimierung der Methoden

Im Mittelpunkt der Vorstudie 2 steht die Weiterentwicklung des Untersuchungsaufbaus. Aufgrund der Ergebnisse aus Vorstudie 1 (s. Kap. 6.4, S. 121) wird durch die Veränderungen des Aufbaus eine Erhöhung der Auftretenshäufigkeit des Effektes angestrebt.

Folgende Veränderungen wurden vorgenommen:

- Verminderung der Variabilität der Reizintensität durch Erhöhung des Vordrucks auf 7 bar (s. Kap. 5.1.1, S. 79).
- Verminderung der Variabilität des Auflagedrucks der Reizgeber durch die Applikation der Reizgeber mit Reizgeberanordnung 2 (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 2 in Kap. 5.1.3, S. 85).
- Mehrfache Wiederholung eines Reizmusters vor der Antwort der Probanden, um den Einfluss von Gedächtnisprozessen bei der Lokalisationsleistung zu vermindern (s. Kap. 6.4, S. 121).
- Veränderung des Untersuchungsdesigns: a) Verminderung der Anzahl der Messwiederholungen, um Ermüdungseffekte aufgrund zu langer Untersuchungsdauer zu verhindern. b) Verteilung der Messwiederholungen (bzw. Replikationen) auf Untersuchungstermine (nur in Vorstudie 2.2).

Die Versuchsreihe gliedert sich in zwei Teile: Vorstudie 2.1 und Vorstudie 2.2. Erst ab Vorstudie 2.2 stand der 3D-Positionsgeber zur Einschätzung der wahrgenommenen Stimuluspositionen zur Verfügung.

7.1 Fragestellung

Der experimentelle Aufbau ist gegenüber Vorstudie 1 wesentlich verändert. Daher steht auch in dieser Studie die Frage im Vordergrund, ob der Saltationseffekt mit dem vorliegenden experimentellen Aufbau herstellbar ist (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 1). In Anlehnung an Geldard und Sherrick (1972) ist der Saltationseffekt definiert durch einen negativen Zusammenhang zwischen der Fehllokalisierung eines Reizes zu einem zweiten räumlich getrennten Reiz und dem Zeitintervall zwischen den beiden Reizen.

Der experimentelle Aufbau wurde mit dem Ziel verändert, die Auftretenswahrscheinlichkeit des Effekts zu erhöhen (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 2). Der Effekt sollte bei allen Probanden und allen Messwiederholungen auftreten.

7.2 Methodik

Stichprobe Insgesamt nahmen 6 Probanden an dem Experiment teil. Das Alter der 4 weiblichen und 2 männlichen Probanden lag zwischen 19 und 29 Jahren ($M = 23.5$). Ein männlicher Proband nahm schon an Vorstudie 1 teil. An Vorstudie 2.1 nahmen 1 weiblicher und 1 männlicher Probanden teil. Durchgeführt wurde ein Untersuchungstermin. An Vorstudie 2.2 nahmen 2 weibliche und 2 männliche Probanden an 3 Untersuchungsterminen teil. Alle Probanden waren Rechtshänder.

Apparatur Verwendet wurde die Reizgeberanordnung 2 (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 2 in Kap. 5.1.3, S. 85) mit acht in den Boden der Armschale eingelassenen Reizgebern (L1–L8). Die Reize wurden von unten auf die ventrale Seite des linken Unterarms der Probanden appliziert (s. Abb. 7.1). Die Reizgeber wurden mit einem Vordruck von 7 bar und einer 7 m langen Druckluftzuleitung vom Ventil zum Reizgeber betrieben (s. Kap. 5.1.1, S. 79).

In Vorstudie 2.1 lasen die Probanden die wahrgenommenen Reizorte ohne die Armposition zu verändern vom parallel zur Armschiene befestigten Lineal ab. In Vorstudie 2.2 stand der 3D-Positionsgeber (s. Kap. 5.1.4, S. 90) zur Verfügung. Mit dem stiftförmigen Positionsgeber deuteten die Probanden ohne die Lage des Arms zu verändern auf den wahrgenommenen Reizort. Die Spitze des 3D-Positionsgebers generiert ein Signal, anhand dessen ihre Koordinaten im Raum aufgezeichnet werden können. Die Koordinaten dienen zur Bestimmung der Schätzwerte in Millimeter (s.

Kap. 5.7.1, S. 105).

Die Angaben zur wahrgenommenen Reizposition machten die Probanden auf der dorsalen Seite des Unterarms, während die Reize auf die ventrale Seite appliziert wurden. Daher mussten die Probanden bei beiden Antwortmethoden den am ventralen Unterarm applizierten Reiz in der Wahrnehmung auf die dorsale Seite projizieren, um dort die Schätzung vorzunehmen.

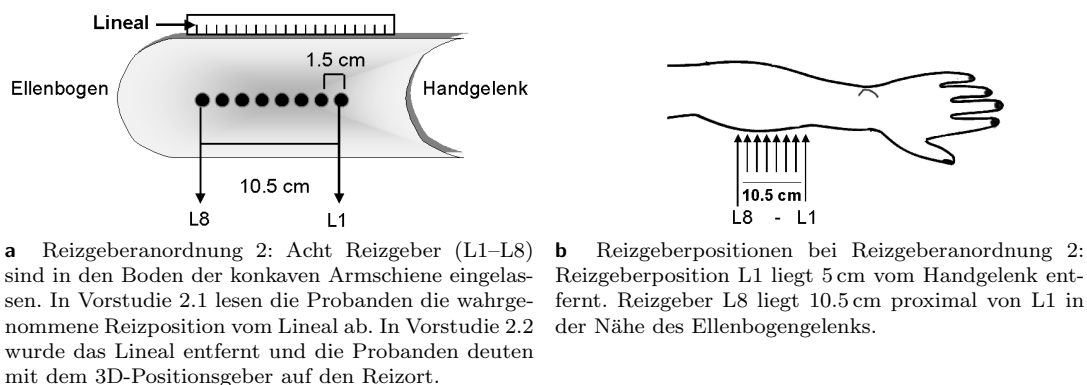


Abbildung 7.1: Experimenteller Aufbau in Vorstudie 2.

Experimentelles Design Appliziert wurde in Vorstudie 2 Reizmuster RR („reduced rabbit“, s. Kap. 5.4.4, 96). Stimulus S0 und S1 wurden bei L1 und S2 bei L8 vorgegeben. Die Stimuluslänge betrug jeweils 40 ms. Das SOA zwischen S1 und S2 variierte von 40 bis 260 ms in Schritten von 20 ms (s. Tab. 7.1). Die Trials wurden in pseudorandomisierter Abfolge präsentiert.

Um den vermuteten Erinnerungseffekten vorzubeugen wurde jeder Trial zehnmal vorgegeben und die wahrgenommenen Reizpositionen erst nach dem 10. Trial abgefragt. In Vorstudie 2.1 wurde ein Block mit allen Trials zweimal innerhalb einer Untersuchungssitzung wiederholt. In Vorstudie 2.2 wurde ein Block jeweils einmal in jedem der drei Untersuchungstermine vorgegeben.

Vorstudie 2 umfasst zwei faktorielle Experimente (Vorstudien 2.1 und 2.2) mit wiederholten Messungen auf dem Faktor SOA mit 13 Stufen. In Vorstudie 2.1. fanden zwei Replikationen innerhalb eines Untersuchungstermins statt (Block; s. Tab. 7.1a). In Vorstudie 2.2 fanden drei Replikationen zu drei Untersuchungsterminen statt (s. Tab. 7.1b).

a Experimentelles Design der Vorstudie 2.1

SOA S1–S2 [ms]	Block	
	1	2
	40	40
	60	60
	80	80
	90	90
	100	100
	120	120
	140	140
	160	160
	180	180
	200	200
	220	220
	240	240
	260	260

b Experimentelles Design der Vorstudie 2.2

SOA S1–S2 [ms]	Untersuchungstermin		
	1	2	3
	40		40
	60		60
	80		80
	90		90
	100		100
	120		120
	140	...	140
	160		160
	180		180
	200		200
	220		220
	240		240
	260		260

Tabelle 7.1: Experimentelle Designs der Vorstudie 2

7.3 Ergebnisse: Vorstudie 2.1

7.3.1 Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“

Die Größe der Fehllokalisation von S1 wird hochsignifikant von SOA S1–S2 beeinflusst (Trendtest nach Page: $u = -4.25$; $p = 0.00001^{***}$). Stimulus S1 wird umso stärker in Richtung von S2 fehllokalisiert, je kleiner SOA S1–S2 ist (s. Abb. 7.2). Der Ankündigungsreiz S0 wird im Mittel in proximale Richtung fehllokalisiert ($\Delta S0$: $M = 36.15$ mm; $SD = 33.18$ mm). Auch S2 wird im Mittel in proximale Richtung fehllokalisiert ($\Delta S2$: $M = 56.15$ mm; $SD = 5.44$ mm; s. Anhang B.2.2, S. 278).

7.3.2 Häufigkeit des Saltationseffekts

In Anhang B.2.3 (S. 279) sind die Saltationskennlinien (S1) einzeln für die beiden Probanden dargestellt. Bei beiden Probanden tritt in jeder Messung ($N_{Pb} = 2$) ein negativer Zusammenhang zwischen SOA S1–S2 und der Fehllokalisation von S1 (Saltationseffekt) auf (Regression pro Proband und Messwiederholung).

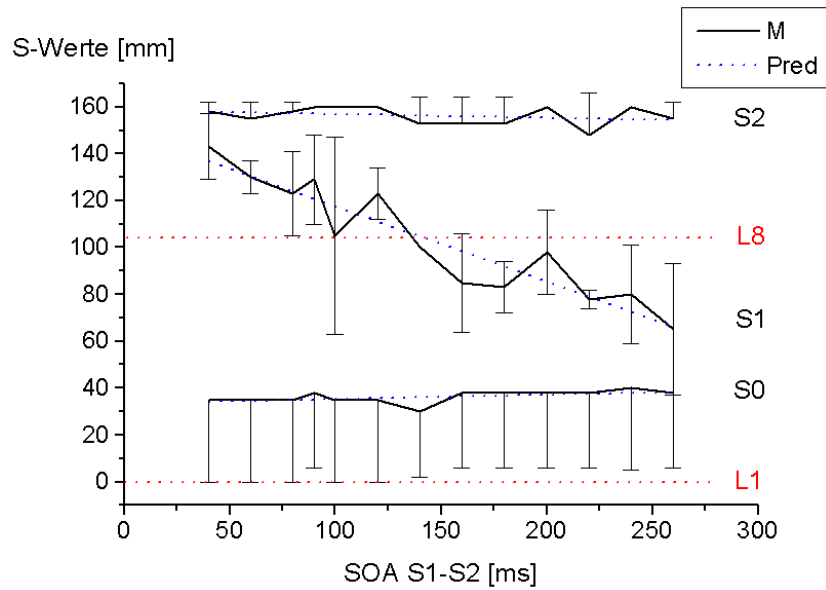


Abbildung 7.2: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“. Mittlere Schätzwerte (M) der Punktlokalisationen ($n = 2$, $N_{Pb} = 2$) von S0, S1 und S2 in Abhängigkeit von SOA S1–S2 (schwarze Linien). Die Standardabweichungen wurden aus den probandenweise berechneten Mittelwerten ermittelt. Die blauen Linien bezeichnen die Regressionsgeraden (Pred). Die physikalischen Reizpositionen werden durch die roten gestrichelten Linien bezeichnet (S0, S1 bei L1; S2 bei L8). Der Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2 lässt sich mit einem linearen Modell nicht optimal beschreiben. Der Anteil aufgeklärter Varianz ist als niedrig zu beurteilen ($R^2(S1) = 0.5602$; s. Anhang B.2.1, S. 278).

7.4 Ergebnisse: Vorstudie 2.2

7.4.1 Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“

Der Zusammenhang zwischen der Größe der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2 ist signifikant negativ (Trendtest nach Page: $u = -2.82$; $p = 0.0025^{**}$). Reiz S1 wird umso stärker in proximale Richtung fehllokalisiert, je kleiner SOA S1–S2 ist (s. Abb. 7.3). Der Ankündigungsreiz S0 wird in dieser Studie nur geringfügig in proximale Richtung fehllokalisiert ($\Delta S0$: $M = 8.53$ mm; $SD = 11.35$ mm). Auch S2 wird im Mittel kaum fehllokalisiert ($\Delta S2$: $M = 4.21$ mm; $SD = 13.93$ mm; s. Anhang B.3.2, S. 280).

7.4.2 Häufigkeit des Saltationseffekts

Ein negativer Zusammenhang zwischen der Größe von $\Delta S1$ und SOA S1–S2 ist bei 75 % ($N = 9$) der Messungen erfüllt. Die Steigungsparameter pro Proband und Messwiederholung sind negativ (Regressionsanalyse). In 25 % ($N = 3$) der Fälle besteht

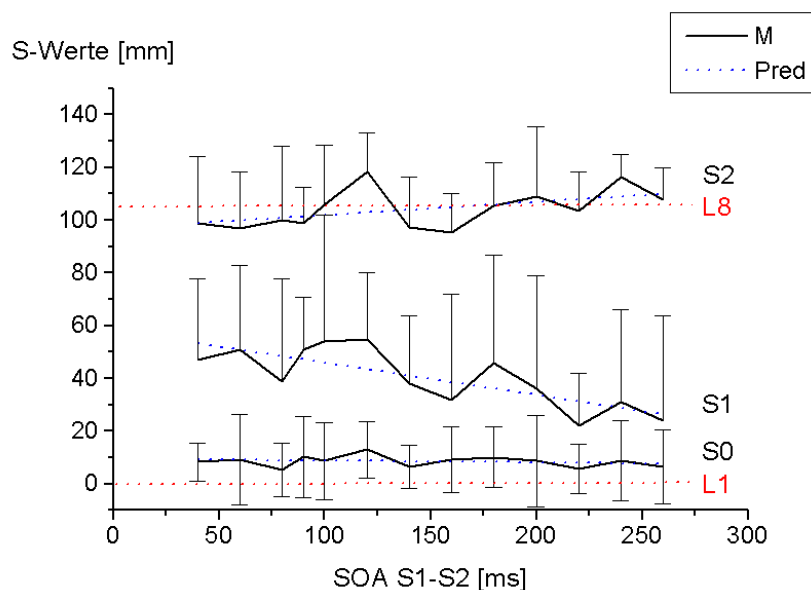


Abbildung 7.3: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“. Mittlere Schätzwerte (M) der Punktllokalisationen ($n=4$, $N_{Pb}=3$) von S0, S1 und S2 in Abhängigkeit von SOA S1–S2 (schwarze Linien). Die Standardabweichungen wurden aus den probandenweise berechneten Mittelwerten ermittelt. Die blauen Linien bezeichnen die Regressionsgeraden (Pred). Die physikalischen Reizpositionen (S0, S1 bei L1; S2 bei L8) werden durch die roten gestrichelten Linien markiert. Der Zusammenhang zwischen S1-Fehllokalisation und SOA S1–S2 lässt sich mit einem linearen Modell nicht optimal beschreiben. Der Anteil aufgeklärter Varianz ist als niedrig zu beurteilen ($R^2(S1)=0.0386$; s. Anhang B.3.1, S. 280).

ein positiver oder kein Zusammenhang zwischen der Größe der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2. Bei 3 der 4 Probanden tritt der negative Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2 nicht in allen Messungen auf. In Tabelle 7.2 sind die Häufigkeiten positiver und negativer Steigungsparameter pro Proband aufgelistet.

Tabelle 7.2: Häufigkeit des Saltationseffekts

	Probanden				Gesamt
	8	9	10	11	
$\beta \geq 0$	1 (8 %)	0 (0 %)	1 (8 %)	1 (8 %)	3 (25 %)
$\beta < 0$	2 (17 %)	3 (25 %)	2 (17 %)	2 (17 %)	9 (75 %)
Gesamt	3 (25 %)	3 (25 %)	3 (25 %)	3 (25 %)	12 (100 %)

Anmerkungen: Häufigkeit eines Saltationseffekts pro Proband ($n=4$) und Messwiederholung ($N_{Pb}=3$). β : Steigungsparameter der Regression; $\beta \geq 0$: Saltationseffekt ist nicht aufgetreten; $\beta < 0$: Saltationseffekt ist aufgetreten.

Wie in Vorstudie 1 schon beobachtet (vgl. Kap. 6.3.2, S. 120) zeigen sich auch in

Vorstudie 2 deutliche interindividuelle Unterschiede in den Saltationskennlinien (s. individuelle Kennlinien in Anhang B.3.3, S. 281).

7.5 Diskussion

Der Saltationseffekt tritt auch mit den experimentellen Bedingungen von Vorstudie 2 auf. Entsprechend der Annahme (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 1) ist die Verschiebung des subjektiv wahrgenommenen Reizortes eines Stimulus umso ausgeprägter, je kürzer das Zeitintervall zu einem nachfolgenden räumlich entfernten Reiz ist (s. Abb. 7.2 und Abb. 7.3). Der Saltationseffekt tritt in Vorstudie 2 insgesamt häufiger auf als in Vorstudie 1¹ (Vorstudie 2.1: 100 % und Vorstudie 2.2: 75 % gegenüber Vorstudie 1: 65 %). Die Veränderungen des experimentellen Aufbaus – Erhöhung des Vordrucks auf 7 bar und stabilere Lagerung des Unterarms auf der Reizgeberanordnung (s. Kap. 7.2, S. 126) – führen zu einer Verbesserung, die allerdings noch nicht zufrieden stellend ist. Trotz der Erhöhung des Vordrucks ist der Stimulusverlauf weiterhin gedämpft und daher ungünstig für den Effekt (s. Kap. 3.1.6, S. 38; Geldard & Sherrick, 1978, S. 3), wie aus dem Teil der Messungen in Vorstudie 2.2 hervorgeht, bei denen kein Saltationseffekt auftrat (25 %). Weitere Veränderungen des experimentellen Aufbaus, die einen steileren Reizanstieg ermöglichen, wurden daher in den folgenden Studien durchgeführt und getestet (s. Kap. 5.1.1, S. 79).

Insgesamt zeigen sich wie in Vorstudie 1 (s. Kap. 3.1.2, S. 31) interindividuell unterschiedliche Saltationskennlinien (s. Anhang B.2.3, S. 279 und Anhang B.3.3, S. 281). Der Zeitbereich, in dem es zu einer Wechselwirkung von Zeit und Ort in der Wahrnehmung kommt, variiert von Person zu Person.

Der Ankündigungsreiz S0 wird in Vorstudie 2.1 ebenso wie in Vorstudie 1 (s. Kap. 6.3.1, S. 119) in proximale Richtung zu S2 fehllokalisiert. Im Unterschied zu Vorstudie 1 wird S2 allerdings ebenfalls in proximale Richtung fehllokalisiert, so dass bei Vorstudie 2.1 zumindest das Verhältnis der Reize im Raum zueinander richtig wiedergegeben wird. Die Wiederholung der Reizmuster vor der Antwort der Probanden hat folglich weniger einen Effekt auf die Punktlokalisierung von S0 und S2 (s. Kap. 6.4, S. 121) als auf die Einspeicherung und Wiedergabe der relativen

¹Beim Vergleich der Ergebnisse der unterschiedlichen Studien muss beachtet werden, dass es sich um unabhängige Stichproben handelt. Da die Stichproben sehr klein sind, der Effekt aber interindividuell sehr variabel, könnten die Unterschiede zwischen den Studien auch auf nicht kontrollierte Stichprobeneffekte zurückgehen und nicht auf die Veränderungen des experimentellen Aufbaus.

Positionen der Reize im Reizmuster zueinander.

Vergleicht man die Ergebnisse der Vorstudien 2.1 und 2.2 (s. Abb. 7.2 und Abb. 7.3) wird deutlich, dass die Antwortmethode einen Einfluss auf die Einschätzung der Reizpositionen hat. In Vorstudie 2.1 antworteten die Probanden anhand eines parallel zur Reizstrecke angebrachten Lineals, während in Vorstudie 2.2 die Probanden mit dem 3D-Positionsgeber auf den wahrgenommenen Reizort deuteten. In Vorstudie 2.1 wird zwar die Anordnung der Reize im Raum zueinander einigermaßen exakt wiedergegeben, die absoluten Positionen von S0 und S2 werden aber verzerrt wahrgenommen (s. Anhang B.2.3, S. 279). Die gesamte Reizstrecke zwischen S0 und S2 wird in der Wahrnehmung gegenüber der physikalischen Reizstrecke in proximale Richtung verschoben. In Vorstudie 2.2 dagegen tritt diese Verschiebung nicht mehr auf. Die Reize S0 und S2 werden deutlich weniger fehllokalisiert (s. Abb. 7.2). Dies ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass Deuten im Alltag ein natürliches Verhalten und daher besser geübt ist als der Vergleich mit einer Skala. Weiterhin werden durch die beiden Antwortmethoden offenbar zwei unterschiedliche räumliche Bezugssysteme aktiviert, die jeweils zu einer veränderten Repräsentation der Reize in der Wahrnehmung führen, wobei die Anordnung der Reize zueinander unbeeinträchtigt bleibt. Dies bestätigt die Annahme von Kilgard und Merzenich (1995), die davon ausgehen, dass die Distanz zwischen den Reizen und ihre Positionierung auf der Reizstrecke in zwei unterschiedlichen Verarbeitungsstufen vorgenommen werden (s. Kap. 3.1.3, S. 33). Die wahrgenommene Distanz zwischen den Reizen wird vom Zeitintervall zwischen den Reizen moduliert und bleibt daher unbeeinträchtigt von der Antwortmethode. Die Positionierung der Reize auf dem Körper hingegen ist vom Fokus der Aufmerksamkeit abhängig, der durch Instruktionen und die Antwortmethode moduliert wird.

Die Antwortmethode mit dem 3D-Positionsgeber hat zusätzlich den Vorteil, dass gegenüber der Methode mit dem Lineal eine differenziertere Erhebung der geschätzten Reizpositionen möglich ist. Bei der Antwortmethode mit dem Lineal lagen die Abstufungen der Probanden im Bereich von 50 mm. Das räumliche Auflösungsvermögen des 3D-Positionsgebers beträgt hingegen 0.4 mm (s. Kap. 5.1.4, S. 90).

Zusammenfassung Die vorliegende Untersuchungsanordnung ist geeignet spatio-temporale Illusionen wie die sensorische Saltation herzustellen. Wie schon in den Ergebnissen Geldards (1975, S.53) zeigt sich auch hier eine deutliche Abhängigkeit der Fehllokalisation eines Reizes vom Zeitintervall zu einem nachfolgenden Reiz.

Aufgrund der Verbesserungen des experimentellen Aufbaus wurde die Auftretenswahrscheinlichkeit des Saltationseffekts gegenüber Vorstudie 1 leicht erhöht. Allerdings tritt der Effekt auch in Vorstudie 2 nicht durchgängig bei jeder Messung auf. Der Reizverlauf ist, obwohl gegenüber Vorstudie 1 verbessert, immer noch gedämpft und führt daher zur Verminderung der Auftretenswahrscheinlichkeit. In den Versuchsaufbau wurde zur Durchführung der Lokisationsaufgabe erfolgreich ein 3D-Positionsgeber implementiert. Eine Bewertung der Untersuchungsanordnung findet sich in Anhang B.3.4 (S. 283).

8 Hauptstudie 1: Punktlokalisierung

Im Mittelpunkt von Hauptstudie 1 steht die Evaluierung der Methode der Punktlokalisierung mit einem 3D-Positionsgeber (s. Kap. 5.1.4, S. 90). Das Deuten auf die wahrgenommene Reizposition ist zwar ein häufig durchgeführtes Verfahren (s. Kap. 2.2.3, S. 22; Übersicht s. bei Hamburger, 1980), bis zum Zeitpunkt der vorliegenden Erhebung lagen allerdings noch keine Daten zur Untersuchung taktiler räumlicher Schwellen mit einem 3D-Positionsgeber vor. Daher wird zunächst überprüft, ob die Verwendung dieses Gerätes eine Verminderung der Lokalisationsgüte zur Folge hat.

8.1 Fragestellung

8.1.1 Punktlokalisierung

Anhand von zwei unterschiedlichen Reizmusterklassen, einzelne Reize (SS; s. Kap. 5.4.1, S. 95) und zwei aufeinander folgende Reize am gleichen Reizort (DS; s. Kap. 5.4.3, S. 95), wird untersucht, in welchem Bereich der Lokalisationsfehler mit der vorliegenden Applikations- und Antwortmethode liegt. Die Probanden erhalten die Reize auf die ventrale Seite des Unterarms, die Einschätzung der Reizposition nehmen sie aber auf der dorsalen Seite vor. Dies kann zu Fehlern bei der Lokalisation der Reize führen, insbesondere bei der kurzen Dauer der Reize von 40 ms.

Obwohl das Deuten auf die wahrgenommene Reizposition eine gebräuchliche Methode ist (vgl. Hamburger, 1980) wurde bisher noch keine Untersuchung des Lokalisationsfehlers mit einem 3D-Positionsgeber (s. Kap. 5.1.4, S. 90) veröffentlicht. Daher wird innerhalb dieser Studie überprüft, ob die mit dem 3D-Positionsgeber erhobenen Lokalisationsfehler vergleichbar sind mit aus der Literatur bekannten Werten. Verglichen werden die erhobenen Werte mit den von Hamburger (1980) für den Unterarm berichteten Werten, da diese ebenso wie die vorliegenden Werte mit einem Punktlokalisationsverfahren erhoben wurden¹. Die Werte liegen bei Hambur-

¹Die Probanden markierten bei Hamburger (1980) mit einem Buntstift die wahrgenommene Reiz-

ger (1980) im Mittel zwischen 11.67 und 18.10 mm ($n = 16$; $N = 64$). Erwartet wird, dass die in der vorliegenden Studie gemessenen Lokalisationsfehler innerhalb dieses Bereichs liegen (s. Kap. 4.2, S. 71, Hypothese 3).

Anhand von Reizmuster DS, bei dem zwei Reize kurz hintereinander am gleichen Reizort vorgegeben werden, kann weiterhin untersucht werden, inwieweit die Probanden mit dem vorliegenden Untersuchungsaufbau in der Lage sind, den gleichen Reizort kurz hintereinander mit hoher Übereinstimmung anzuzeigen (s. Kap. 4.2, S. 71, Hypothese 4). Die Übereinstimmung zeigt an, ob die Probanden z. B. Schwierigkeiten bei der Handhabung des 3D-Positionsgebers haben.

Anhand der Vorgabe des Reizmusters K (Kontrolle), bei dem drei Stimuli sukzessive an verschiedenen Reizorten vorgegeben werden (s. Kap. 5.4.5, S. 96), wird überprüft, inwieweit Gedächtniseffekte bei der Lokalisationsleistung angenommen werden müssen. Beim Vergleich der Punktllokalisierung einzelner Reize (SS) mit der bei Vorgabe von drei Reizen (K) wird erwartet, dass die Leistung bei einzelnen Reizen die bei mehreren übertrifft (s. Kap. 4.2, S. 71, Hypothese 5). Die Zeitintervalle zwischen den drei Reizen sind so gewählt, dass eine Wechselwirkung zwischen den Reizen aufgrund des Zeitintervalls nicht mehr angenommen wird (s. Abschnitt: Interstimulusintervall in Kap. 3.1.2, S. 33).

8.1.2 Spatale Effekte

Der Punktllokalisationsfehler auf dem Unterarm wird an 8 verschiedenen Reizorten untersucht. Erwartet wird entsprechend der Hypothese in Kapitel 4.3.1 (S. 73, Hypothese 6), dass Reize in der Nähe von anatomischen Markierungspunkten wie dem Hand- und dem Ellenbogengelenk weniger fehllokalisiert werden als in der Mitte zwischen diesen Punkten.

8.1.3 Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“

Mit der Vorgabe von Reizmuster RR („reduced rabbit“; s. Kap. 5.4.4, S. 96) wird untersucht, unter welchen Bedingungen sensorische Saltation auftritt. Entsprechend der Annahme in Kapitel 4.1 (S. 70, Hypothese 1) wird erwartet, dass die Verschiebung des subjektiv wahrgenommenen Reizortes eines Stimulus umso ausgeprägter

position auf dem Unterarm. Dieses Verfahren erlaubt im Unterschied zum in dieser Arbeit verwendeten Verfahren daher auch einen taktilen Vergleich zwischen wahrgenommener und physikalischer Reizposition.

ist, je kürzer das Zeitintervall zu einem nachfolgenden räumlich entfernten Reiz ist. Wie in den beiden Vorstudien wird auch hier untersucht, wie häufig der Saltations-effekt auftritt (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 2).

Die Methode der Punktlokalisierung ermöglicht eine Untersuchung der Fehllokalisierung von S0 und S2. Entsprechend der Annahme sollte der Ankündigungsreiz S0 nicht in Abhängigkeit vom Zeitintervall zwischen S1 und S2 fehllokalisiert werden (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 9). Stimulus S2 hingegen sollte in Abhängigkeit von SOA S1–S2 in Richtung zu S1 fehllokalisiert werden (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 7), wobei aufgrund der Ergebnisse von Vorstudie 1 (s. Kap. 6.3.1, S. 119) keine symmetrische Anziehung von S1 und S2 erwartet wird. Bei den vorliegenden Untersuchungsbedingungen wird aufgrund der gleich bleibenden räumlichen Reizabfolge die Aufmerksamkeit auf den distalen Teil der Reizstrecke, in dem der physikalische Reizort von S2 liegt, gelenkt. Daher wird erwartet, dass der in diesem Bereich der Reizstrecke vorgegebene Reiz S2 nur in geringem Maße fehllokalisiert wird.

8.2 Methodik

8.2.1 Stichprobe

Insgesamt nahmen 25 Probanden im Alter von 19–40 Jahren ($M = 27.5$) an Hauptstudie 1 teil. Von den Probanden waren 15 weiblich. Zwei Probanden nahmen nur an einem der drei Termine teil und zwei weitere Probanden nur an zwei Terminen. Alle Probanden waren Rechtshänder.

8.2.2 Apparatur

Verwendet wurde die Reizgeberanordnung 2 (s. Abschnitt: Reizgeberanordnung 2 in Kap. 5.1.3, S. 85). Der Vordruck betrug 7 bar und daher lag die minimale Reizdauer, die in dieser Hauptstudie verwendet wurde, bei 40 ms (vgl. Kap. 5.1.1, S. 79). Die Applikation der Reize erfolgte mit den acht in die Armschale eingelassenen Reizgebern auf die ventrale Seite des Unterarms der Probanden. Die Reizgeber wurden durch den aufliegenden Unterarm der Probanden verdeckt (s. Abb. 8.1). Die Probanden gaben Rückmeldung über den wahrgenommenen Reizort, indem sie, ohne den Arm zu bewegen, mit dem 3D-Positionsgeber (s. Kap. 5.1.4, S. 90) auf der dorsalen Seite des Unterarms auf die Reizposition deuteten.

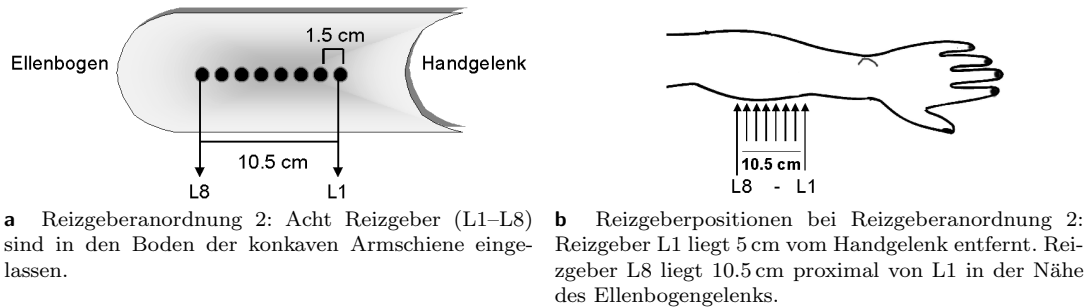


Abbildung 8.1: Experimenteller Aufbau in Hauptstudie 1.

Der erste Reizgeber L1 lag bei allen Probanden 50 mm vom Processus styloideus ulnae entfernt. Bezogen auf die Armlänge ($M = 242$ mm, $SD = 18$ mm) zwischen Handgelenk und Ellenbogen liegt L1 im Mittel bei 20 % ($SD = 9$ %) der Strecke.

8.2.3 Experimentelles Design

Hauptstudie 1 gliedert sich aufgrund der beiden unterschiedlichen Fragestellungen, Punktlokalisierung und Saltationseffekt, in mehrere faktorielle Unterdesigns mit Messwiederholungen auf den Faktoren Reizort bzw. SOA auf. Es wurden drei Replikationen an drei Messterminen durchgeführt.

Zur Untersuchung des Punktlokalisationsfehlers erhielten die Probanden Reize aus den Reizmusterklassen SS (einzelne Reize), DS (zwei Reize am gleichen Reizort) und K (Kontrolle). Verglichen wird die Fehllokalisierung bei Reizmuster SS mit der des mittleren Reizes bei Vorgabe von Reizmuster K (s. Tab. 8.1a). Die Dauer eines Stimulus betrug jeweils 40 ms. Bei Reizmuster SS (s. Kap. 5.4.1, S. 95) wurden einzelne Reize an den Orten L1, L4 und L8 vorgegeben. Bei Reizmuster K (s. Kap. 5.4.5, S. 96) wurde S0 bei Reizort L1 und S2 bei L8 vorgegeben. Variiert wurde die Position von S1 von L1 bis L8. Das SOA zwischen S1 und S2 betrug 300 oder 340 ms. Mit Reizmuster DS (s. Kap. 5.4.3, S. 95) wird die Übereinstimmung des Punktlokalisationswertes bei repetitiver Stimulation überprüft (s. Tab. 8.1b). Bei diesem Reizmuster wurden jeweils 2 Reize (S1, S2) bei Reizort L1 vorgegeben. Das SOA zwischen diesen Reizen wurde mit 90, 140, 260 und 1040 ms variiert.

Zur Untersuchung des Saltationseffekts wurde Reizmuster RR („reduced rabbit“) vorgegeben. Bei diesem Reizmuster (s. Kap. 5.4.4, S. 96) wurde S0 und S1 bei Reizort L1 mit einem SOA von 1040 ms und S2 bei Reizort L8 vorgegeben. Das SOA zwischen S1 und S2 variierte von 40 bis 260 ms in Schritten von 20 ms (s. Tab. 8.1c).

a Experimentelles Design zur Untersuchung des Punktlokalisationsfehlers an verschiedenen Reizorten

Reizort (L)	Untersuchungstermin				
	1		2	3	
	SS	K		SS	K
	L1	L1		L1	L1
	-	L2		-	L2
	-	L3		-	L3
	L4	L4	...	L4	L4
	-	L5		-	L5
	-	L6		-	L6
	-	L7		-	L7
	L8	L8		L8	L8

b Experimentelles Design zur Untersuchung des Punktlokalisationsfehlers bei repetitiver Stimulation

SOA [ms]	Untersuchungstermin		
	1	2	3
	DS		DS
	90		90
	140	...	140
	260		260
	1040		1040

c Experimentelles Design zur Untersuchung spatiotemporaler Effekte

SOA S1-S2 [ms]	Untersuchungstermin		
	1	2	3
	RR		RR
	40		40
	60		60
	80		80
	90		90
	100		100
	120		120
	140	...	140
	160		160
	180		180
	200		200
	220		220
	240		240
	260		260

Tabelle 8.1: Experimentelle Designs der Hauptstudie 1. a) Der Lokalisationsfehler wird mit zwei Reizmustern SS (einzelne Reize) und K (Kontrolle) untersucht, variiert wird der Reizort (L). b) Der Lokalisationsfehler bei sukzessiver Reizung wird mit Reizmuster DS (zwei Reize am gleichen Reizort) untersucht. Variiert wird das Zeitintervall SOA zwischen den Reizen S1 und S2. c) Spatiotemporale Effekte werden mit Reizmuster RR („reduced rabbit“) untersucht. Variiert wird das Zeitintervall SOA zwischen den Reizen S1 und S2.

8.3 Ergebnisse

8.3.1 Punktlokalisierung

Zur Beurteilung der räumlichen Schwellen und der räumlichen Wahrnehmung werden im folgenden Ergebnisbericht zwei unterschiedliche Messwerte verwendet. Der Begriff Fehllokalisierung beinhaltet die über die Stichprobe gemittelten Abweichungs-

werte der subjektiven Schätzungen von den physikalischen Reizorten (ΔS_1). In diesem Wert ist die Information enthalten in welche Richtung (proximal oder distal) im Mittel in der Stichprobe die Fehllokalisierung vorgenommen wird.

Mit dem Begriff Lokalisationsfehler wird der Abweichungsbetrag ($|\Delta S|$) bezeichnet². In diesen Wert geht jeweils der absolute Betrag der Abweichung der Positionsschätzung vom physikalischen Reizort ein. Er enthält also keine Information über die Richtung der Abweichung.

Weiterhin werden in dieser Studie die Mittelwerte der individuellen Standardabweichungen berichtet ($\overline{SD}_{Pb [mm]}$). Mit diesem Wert lässt sich die Streuung abschätzen, mit der die Probanden die gleichen Reizpositionen über die drei Messzeitpunkte hinweg einschätzen (s. Kap. 5.7.6, S. 113). Im Unterschied zu den Fehllokalisationswerten und Lokalisationsfehlern, die beide systematische Verzerrungen bei der Lokalisation von Reizen beschreiben, ist in den individuellen Standardabweichungen ein unsystematischer Fehler enthalten. Sie sind ein Maß für die Genauigkeit, mit der der systematische Fehler untersucht werden kann. Der unsystematische Fehler sollte nicht größer als der systematische Fehler sein. Dies trifft auf alle vorliegenden Lokalisationsdaten zu. Da Werte über die individuellen Fehler bei der Schätzung von Reizorten in der Literatur nicht berichtet werden, kann ein Vergleich mit aus der Literatur bekannten Werten nicht vorgenommen werden.

Punktlokalisierung einzelner Reize

Die Schätzungen der Positionen einzelner Reize bei L1, L4 und L8 weichen im Mittel in proximaler Richtung von ihren physikalischen Reizorten ab (ΔS_1 ; s. Abb. 8.2).

Die Lokalisationsfehler ($|\Delta S_1|$) liegen im Mittel zwischen 24 (SD = 20 mm) und 31 mm (SD = 19 mm), wobei der höchste Fehler bei L4 beobachtet wurde. Die von Hamburger (1980) berichteten Punktlokalisationsfehler sind zwar im Durchschnitt etwas niedriger (12–18 mm), liegen aber im Streubereich (± 1 SD) der vorliegenden Daten (s. Tab. B.7, Anhang B.4.1, S. 283). Daher wird ein bedeutsamer Unterschied nicht angenommen. Die Mittelwerte der individuell berechneten Standardabweichungen ($\overline{SD}_{Pb [mm]}$) liegen zwischen 13 und 15 mm.

²Diese Definition entspricht der von Weinstein (1968) und Hamburger (1980) verwendeten. Beide gehen beim Lokalisationsfehler von den Betragswerten aus.

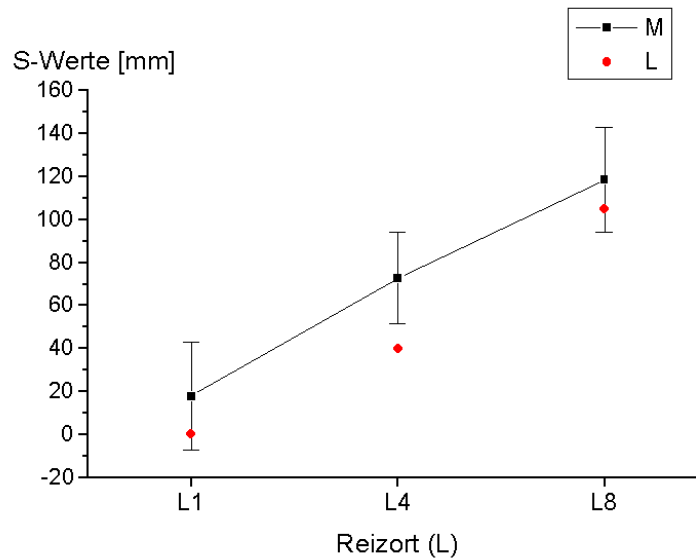


Abbildung 8.2: Fehllokalisation bei einzelnen Reizen. Darstellung der Lokalisationswerte (S) bei den unterschiedlichen physikalischen Reizpositionen (SS; $n = 25$, $N_{Pb} = 3$). Dargestellt sind die Mittelwerte (M) und Standardabweichungen der pro Probanden gemittelten Daten. Bei allen 3 Reizorten (L1, L4, L8) liegt eine Abweichung in proximaler Richtung vor, die bei L4 am deutlichsten ist. Die physikalischen Reizpositionen sind mit den roten Punkten markiert.

Punktlokalisierung zweier aufeinander folgender Reize

Die Reize S1 und S2 in Stimulismuster DS werden von den Probanden über alle Bedingungen SOA S1–S2 im Mittel in proximale Richtung fehllokalisiert (s. Tab. B.8, Anhang B.4.1, S. 284). Die Fehllokalisation ist bei S2 ($M = 15.78$ mm, $SD = 24.83$ mm) über alle Bedingungen SOA S1–S2 hinweg etwas stärker ausgeprägt als bei S1 ($M = 10.35$ mm, $SD = 20.19$ mm), wobei sich die beiden Fehllokalisationswerte nur unbedeutend unterscheiden. Die mittleren Lokalisationsfehler ($|\Delta S|$) sind mit 8.13 mm ($SD = 15.51$ mm) für S1 und 12.36 mm ($SD = 20.32$ mm) für S2 vergleichbar mit den Punktlokalisationsfehlern bei Hamburger (1980), die zwischen 12–18 mm liegen.

Die Werte von S1 und S2 liegen jeweils im Streubereich des anderen Wertes und sprechen so für eine hohe Übereinstimmung zwischen den Werten. Die Differenzen der Lokalisationsfehler zwischen S1 und S2 liegen je nach SOA S1–S2-Bedingung im Mittel zwischen 3.17 ($SD = 5.33$ mm) und 6.94 mm ($SD = 14.96$ mm; s. Tab. B.9, Anhang B.4.1, S. 284).

Effekt der Reizanzahl auf die Punktlokalisierung

Der Vergleich der Lokalisationsfehler einzelner Reize (SS) mit denen des mittleren (S1) von drei aufeinander folgenden Reizen (K) wird für die Reizorte L1, L4 und L8 durchgeführt (s. Tab. 8.1b). Da sich bei der Fehllokalisierung von S1 zwischen den beiden Bedingungen SOA S1–S2 (300 und 340 ms) keine deutlichen Unterschiede bei den Reizorten L1, L4 und L8 ergeben (s. Tab. B.10, Anhang B.4.1, S. 284), wird der Vergleich zwischen SS und K nur mit den Werten bei der SOA-Bedingung mit 340 ms durchgeführt.

Die Differenzen zwischen den Lokalisationsfehlern $|\Delta S_K|$ und $|\Delta S1_{SS}|$ sind bei Reizort L1, L4 und L8 nicht signifikant von Null verschieden (Wilcoxon-Signed-Rank; s. Tab. 8.2). Der mittlere Reiz in einer Reizserie von drei Reizen (S1, K) wird entgegen der Annahme nicht stärker fehllokalisiert als ein einzeln präsentierter Reiz (SS).

Tabelle 8.2: Wilcoxon-Signed-Rank: Effekt der Reizanzahl auf den Lokalisationsfehler

Reizort	N	M [mm]	SD [mm]	$ \Delta S_K - \Delta S1_{SS} $	
				S	Prob ($ S = 0$)
L1	23	5.49	21.18	30.5	0.5235
L4	23	2.99	14.52	25	0.4593
L8	23	1.75	13.64	16	0.6149

Anmerkungen: Die Differenzwerte $\Delta = |\Delta S_K| - |\Delta S1_{SS}|$ wurden mit dem Wilcoxon-Signed-Rank-Test auf einen Unterschied zu Null getestet. Verwendet wurden die probandenweise gemittelten Lokalisationsfehler ($N_{PB} = 3$, $n = 23$). Bei zwei Probanden wurde Reizmuster SS nicht durchgeführt, daher beträgt die Stichprobengröße nur $n = 23$.

8.3.2 Spatale Effekte

Entsprechend der Annahme variiert die Höhe von $\Delta S1$ mit der Reizposition. Die Schätzwerte S1 (Reizmuster K) weichen bei L1–L6 im Mittel in proximaler Richtung signifikant von ihren physikalischen Reizpositionen ab (Wilcoxon-Signed-Rank; s. Tab. B.11, Anhang B.4.2, S. 285). Bei L7 und L8 ergibt sich kein signifikanter Unterschied mehr zur physikalischen Reizposition.

In Abbildung 8.3 sind Positionen der Reizgeber in Relation zur Armlänge der Probanden auf der X-Achse abgetragen. Die relativen Werte ergeben sich aus der Transformation der Werte mit der folgenden Gleichung:

$$\text{Reizposition}_{[\text{rel}]} [\%] = \frac{\text{Reizposition L [mm]}}{\text{Länge des Unterarms [mm]}} \times 100$$

Reizgeber L1 liegt bezogen auf die Strecke zwischen Hand- und Ellenbogengelenk bei ca. 20 %, L8 bei 64 % der Strecke. Reizgeber L1 und L2 liegen daher deutlich näher beim Handgelenk als L7 und L8 beim Ellenbogengelenk. Trotzdem werden die Reize auch bei den Positionen nahe des Handgelenks deutlich in proximale Richtung zum Ellenbogengelenk hin fehllokalisiert. Bei der Lokalisation von Reizen in der Nähe des Ellenbogens (L7, L8) tritt diese Richtungspräferenz nicht mehr auf (s. Abb. 8.3).

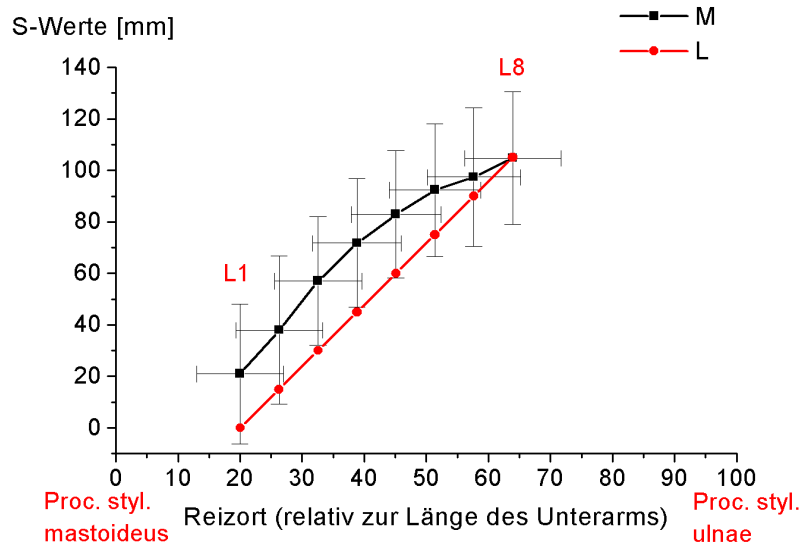


Abbildung 8.3: Effekt der Reizposition auf die Lokalisation von S1 bei Reizmuster Kontrolle: Dargestellt werden die gemittelten Schätzwerte (M) für Reiz S1 für jede der Reizpositionen L1–L8 ($N_{Pb} = 3$, $n = 25$). Die Position der Reizgeber ist auf der X-Achse in Relation zur Länge des Unterarms abgebildet. Die Höhe der Schätzwerte sind auf der Y-Achse abgetragen. Die mittleren Schätzwerte S1 (M) weichen bei L1–L6 in proximale Richtung von den physikalischen Reizpositionen (rote Punkte) ab. Bei L7 und L8 hingegen entspricht das Mittel der geschätzten Werte in etwa der physikalischen Reizposition. Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise gemittelten Mittelwerten berechnet.

Der Lokalisationsfehler ($|\Delta S1|$) variiert ebenfalls über die 8 verschiedenen Reizorte hinweg. Die Beträge bei L1, L7 und L8 sind niedriger als bei den Positionen dazwischen (s. Tab. B.12; Anhang B.4.2, S. 285).

Die niedrigeren mittleren Fehllokalisationswerte (ΔS) bei Reizposition L7 und L8 sind somit auf die geringeren Lokalisationsfehler ($|\Delta S|$) und auf die fehlende Richtungspräferenz innerhalb der Stichprobe zurückzuführen. Während bei allen anderen Reizpositionen die Fehllokalisationen überwiegend in proximale Richtung vorgenommen werden, liegen die Abweichungen bei Reizposition L7 und L8 bezüglich der

Häufigkeit und der Höhe des Betrags um den physikalischen Reizort verteilt (s. Tab. B.13, Anhang B.4.2, S. 286).

8.3.3 Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“

Bei Reizmuster RR wird der mittlere Reiz S1 systematisch in Abhängigkeit von SOA S1–S2 in Richtung von S2 fehllokalisiert (Trendtest nach Page; $u = -6.997$; $p < 0.0001^{**}$). Je größer das SOA S1–S2 ist, desto geringer ist die Fehllokalisation von S1 (s. Abb. 8.4). Der Saltationseffekt ist demgemäß auch in dieser Studie zu beobachten.

Neben der systematischen Fehllokalisation von S1 tritt auch eine systematische Fehllokalisation von S2 in Abhängigkeit von SOA S1–S2 auf (Trendtest nach Page; $u = 3.262$; $p = 0.0003^{**}$). S2 wird entgegen der Annahme von Geldard (1975, S. 49f.) von S1 angezogen. Allerdings ist die Anziehung nicht symmetrisch, wie es bei neutralen Instruktionen nach Kilgard und Merzenich (1995) zu erwarten gewesen wäre (s. Kap. 3.1.3, S. 33): S1 wird deutlich stärker fehllokalisiert als S2.

Auch der Ankündigungsreiz S0 wird leicht fehllokalisiert ($\Delta S0$), im Mittel um 6.90 mm (SD = 20.64 mm; s. Abb. 8.4). Während S2 im Mittel in distale Richtung fehllokalisiert wird, werden S0 und S1 in proximale Richtung fehllokalisiert. Im Vergleich mit S1 wird S0 allerdings deutlich weniger fehllokalisiert. Die Fehllokalisation von S0 steht nicht in Zusammenhang mit SOA S1–S2 (Spearman Rangkorrelation: $\rho = 0.05$, $p = 0.367$). Sie steht vielmehr in engem Zusammenhang mit der Fehllokalisation von S1 (Spearman Rangkorrelation: $\rho = 0.67$, $p < 0.0001^{**}$).

Die Standardabweichungen der pro SOA S1–S2 gemittelten $\Delta S1$ -Werte liegen zwischen 30 und 40 mm (s. Anhang B.4.3, Tab. B.16, S. 287). Sie weisen auf große interindividuelle Unterschiede hin. Die grafische Darstellung der individuellen Kennlinien zeigt deutlich, dass die Unterschiede nicht nur bezüglich der Saltationskennlinien von S1 bestehen, sondern auch bei der Lokalisation von S0 und S2 (s. Abb. B.12, Anhang B.4.3, S. 289).

Häufigkeit des Saltationseffekts

Bei 80 % ($N = 55$) der Messungen tritt ein negativer Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2 auf (Regression pro Proband und Messwiederholung; s. Tab. 8.3). Je kürzer das Zeitintervall ist, desto stärker wird S1 in Richtung von S2 fehllokalisiert. Das Hauptkriterium zur Feststellung eines Saltati-

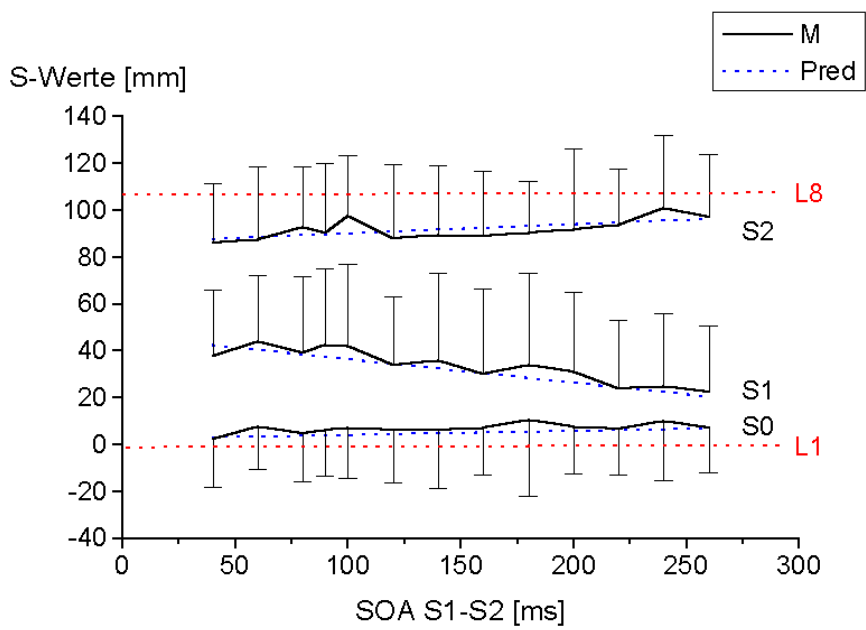


Abbildung 8.4: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“. Mittlere Schätzwerte der Punktlokalisationen der Reize S0, S1 und S2 in Abhängigkeit von Zeitintervall SOA S1–S2 (M, schwarze Linie). Die Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den Probandenmittelwerten ($n = 25$, $N_{Pb} = 3$) berechnet. Die blauen Linien bezeichnen die Regressionsgeraden (Pred). Die physikalischen Reizpositionen werden durch die roten gestrichelten Linien angezeigt (S0, S1 bei L1; S2 bei L8). Der Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2 lässt sich mit einem linearen Modell nicht optimal beschreiben. Der Anteil aufgeklärter Varianz ist als niedrig zu beurteilen ($R^2(S1) = 0.0349$; s. Anhang B.4.3, S. 290).

onseffekts ist somit beim überwiegenden Teil der Beobachtungen erfüllt (s. Kriterien zur Quantifizierung des Saltationseffekts in Kap. 5.7.4, S. 109).

Tabelle 8.3: Häufigkeit des Saltationseffekts

	Untersuchungstermin			
	T1	T2	T3	Gesamt
$\beta \geq 0$	3 (4 %)	5 (7 %)	6 (9 %)	14 (20 %)
$\beta < 0$	20 (29 %)	18 (26 %)	17 (25 %)	55 (80 %)
Gesamt	23 (33 %)	23 (33 %)	23 (33 %)	69 (100 %)

Anmerkungen: Häufigkeit des Saltationseffekts pro Proband ($n = 23$) und Messwiederholung ($N_{Pb} = 3$). β : Steigungsparameter der Regression; $\beta \geq 0$: Saltationseffekt ist nicht aufgetreten; $\beta < 0$: Saltationseffekt ist aufgetreten.

Exodus und Koinzidenz

Bei den insgesamt 55 Saltationskennlinien, bei denen ein negativer Zusammenhang zwischen der Fehllokalisierung von S1 und SOA S1–S2 besteht, kann nicht in allen Fällen ein Anfangs- und Endpunkt beobachtet werden (s. Kap. 5.7.4, S. 109). Mit Exoduspunkt wird der Schnittpunkt der Kennlinie von S1 mit der von S0 bezeichnet. Der Koinzidenzpunkt bezeichnet den Schnittpunkt der Kennlinie von S1 mit der von S2.

In 69 % (N = 38) der Fälle tritt ein Exoduspunkt auf, ohne dass ein Koinzidenzpunkt bei der Saltationskennlinie beobachtet werden kann. Eine Saltationskennlinie mit Exodus- und Koinzidenzpunkt wird nur sehr selten beobachtet (6 %, N = 3). Bei 4 % (N = 2) der Saltationskennlinien tritt ein Koinzidenzpunkt auf, während ein Exoduspunkt auch beim längsten SOA zwischen S1 und S2 nicht zu beobachten ist. Bei 22 % (N = 12) der Kennlinien kann weder ein Anfangs- noch ein Endpunkt beobachtet werden, d. h. S1 wird zwar systematisch in Abhängigkeit vom SOA zwischen S1 und S2 fehllokalisiert, fällt aber bei keiner der SOA-Bedingungen mit S0 oder S2 zusammen.

8.3.4 Zeitliches Auflösungsvermögen

Wie in Kapitel 5.7.5 (S. 112) dargestellt, liegt die zeitliche Schwelle, ab der in der taktilen Wahrnehmung zwei Reize diskriminiert werden können bei 5 ms (Cholewiak & Collins, 1991; s. Kap. 2.2.5, S. 26). Nur bei Reizmuster RR wird bei einem der insgesamt 13 unterschiedlichen Trials diese Schwelle erreicht (SOA S1–S2 = 40 ms; dem entspricht bei einer Reizdauer von 40 ms ein ISI von 0 ms). Insgesamt wurde dieser Trial bei 8 % (N = 69) der 897 Beobachtungen mit RR-Reizmustern vorgegeben.

Die zeitliche Schwelle, ab der die Reihenfolge von 2–3 Reizen richtig wahrgenommen und wiedergegeben werden kann, liegt bei ungefähr 20 ms (Hill & Bliss, 1968; s. Kap. 2.2.5, S. 26). Bei Reizmuster K und RR wurden jeweils 3 Reize vorgegeben, wobei nur beim RR-Reizmuster die zeitliche Abfolge der Reize z. T. unter dieser Schwelle liegt (SOA S1–S2 = 40 und 60 ms; bei einer Reizdauer von 40 ms entspricht dies einem ISI von 0 und 20 ms). Insgesamt wurden diese Trials bei 15 % (N = 138) der 897 Beobachtungen vorgegeben.

Fehler bei der wahrgenommenen Anzahl der Reize Die Reizanzahl bei Reizmuster RR wird insgesamt nur bei 11 von insgesamt 897 Beobachtungen (1 %) un-

terschätzt. Obwohl dieser Fehler tatsächlich eher bei kurzen Zeitintervallen zwischen S1–S2 (< 180 ms) auftritt, findet sich dieser Fehler ebenso beim Reizmuster K, bei dem die Zeitintervalle zwischen S1 und S2 mit ≥ 300 ms deutlich über dem Bereich liegen, indem das zeitliche Auflösungsvermögen der taktilen Wahrnehmung unterschritten wird. Auch bei K wird die Reizanzahl bei 10 von insgesamt 1104 Beobachtungen (1 %) unterschätzt. Dieser Fehler tritt ebenso bei Reizmuster DS, bei dem zwei Reize am gleichen Reizort vorgegeben werden, bei 8 (< 1 %) von insgesamt 252 Beobachtungen auf.

Die Reizanzahl bei Reizmuster RR wird bei 34 von 897 Beobachtungen (1 %) um einen Reiz überschätzt, bei Reizmuster K bei 33 von insgesamt 1104 Beobachtungen (1 %). Noch seltener wird die Reizanzahl bei beiden Reizmustern um 2 Reize überschätzt. Bei Reizmuster RR ist dies nur bei 7 Beobachtungen (< 1 %) der Fall und bei Reizmuster K bei 6 Beobachtungen (< 1 %).

Fehler in der wahrgenommenen Reihenfolge Ein Reihenfolgefehler (s. Kap. 5.7.5, S. 112) tritt bei Reizmuster RR nur bei 15 (2 %) von insgesamt 897 Beobachtungen auf. Reihenfolgefehler bedeutet, dass die von den Probanden angegebene räumliche Abfolge der geschätzten Reizpositionen nicht der physikalischen Abfolge entspricht. Bei Reizmuster K tritt dieser Fehler bei 18 (2 %) von insgesamt 1108 Beobachtungen auf.

Insgesamt wurden nur sehr wenig Fehler bei der Einschätzung der Reizanzahl und bei der Reihenfolge der Reize beobachtet. Da die Fehler zudem nicht spezifisch bei Reizmustern mit schneller zeitlicher Abfolge (RR, DS) auftreten und auch nicht auf einzelne Probanden zurückgehen, sind sie vermutlich auf zufällige Schwankungen der Konzentration oder der Motivation zurückzuführen.

8.4 Diskussion

8.4.1 Punktlokalisierung

In der vorliegenden Studie wurde die Fähigkeit zur Lokalisation von Reizen auf der Haut mit einem Punktlokalisationsverfahren untersucht, bei dem die Probanden auf den wahrgenommenen Reizort deuten. Der *Lokalisationsfehler* bezeichnet die Distanz zwischen geschätztem und physikalischem Reizort, eine Information über die Richtung der Abweichung ist in diesem Wert nicht enthalten. Mit *Fehllokalisierung*

wird hingegen der Wert bezeichnet, in den Abweichungen in distale Richtung als negative Werte und Abweichungen in proximale als positive Werte eingehen. Dieser Wert enthält somit Informationen über die Richtung der Abweichungen.

Lokalisationsfehler Vorgegeben wurden in der vorliegenden Studie einzelne Reize (SS) und zwei sukzessive Reize am gleichen Reizort (DS). Die erhobenen Fehler bei der Lokalisation einzelner Reize liegen zwischen 24.26 und 31.07 mm (SD = 14.80–19.37 mm). Der Fehler bei zwei aufeinander folgenden Reizen liegt im Mittel zwischen 8.13 und 15.78 mm (SD = 15.51–24.83 mm). Diese Werte sind vergleichbar mit den von Hamburger (1980) erhobenen Werten, die mit 10.4 und 18.1 mm im Streubereich (+/- 1 SD) der vorliegenden Daten liegen (vgl. Hypothese 3, Kap. 4.2, S. 71).

Allerdings muss bei der Beurteilung der Lokalisationsfehler beachtet werden, dass in der vorliegenden Studie im Unterschied zur Studie von Hamburger (1980) die Reize 10-mal wiederholt wurden, bevor die Antwort der Probanden erfolgte, während bei Hamburger (1980) die Probanden den Reizort nach jeder Stimulation anzeigten. Die Wiederholungen könnten zu einer Verminderung des Lokalisationsfehlers geführt haben, durch eine stärkere Verankerung der Reizpositionen in der Wahrnehmung der Probanden. Möglicherweise werden daher die vorliegenden Werte im Vergleich mit denen von Hamburger (1980) überschätzt.

Insgesamt sprechen die Ergebnisse aber dafür, dass mit dem vorliegenden Aufbau – der Applikation der Reize auf die dorsale Seite des Unterarms und der Angabe der Reizpositionen auf der ventralen Seite, durch Deuten auf den Reizort mit dem 3D-Positionsgeber (Gerätebeschreibung in Kap. 5.1.4, S. 90) – die Lokalisation von Reizen relativ genau vorgenommen werden kann. Der Begriff „genau“ bezeichnet hierbei eine geringe Abweichung der angezeigten von der physikalischen Reizposition. Der normgerechte Lokalisationsfehler tritt auf, obwohl die Probanden aufgrund der Untersuchungsanordnung den am ventralen Unterarm applizierten Reiz in der Wahrnehmung auf die dorsale Seite projizieren mussten, um dort die Schätzung vorzunehmen (s. Kap. 5.1.3, S. 83, Reizgeberanordnung 2).

Auch der Vergleich der Lokalisationsfehler der beiden sukzessive am gleichen Reizort vorgegebenen Reize spricht dafür, dass mit dem 3D-Positionsgeber kurz hintereinander mit hoher Übereinstimmung die gleiche Stelle angezeigt werden kann. Die Differenzen zwischen den Lokalisationsfehlern der beiden aufeinander folgenden Reize (S1 und S2) sind sehr niedrig (< 7 mm). Die Ergebnisse geben keinen Hinweis darauf, dass die Probanden Schwierigkeiten bei der Handhabung des 3D-Positionsgebers

hatten.

Daher kann angenommen werden, dass die bei Saltation auftretende Fehllokalisation von S1 tatsächlich auf das Zeitintervall zum nachfolgenden räumlich entfernten Reiz zurückzuführen ist und nicht auf mangelnde Fähigkeit oder methodisch hervorgerufene Fehler, z. B. aufgrund von Schwierigkeiten im Umgang mit dem 3D-Positionsgeber (vgl. Hypothese 4, Kap. 4.2, S. 71).

Gedächtniseffekte In Hypothese 5 (Kap. 4.2, S. 71) wurde angenommen, dass die Reizanzahl einen Einfluss auf den Lokalisationsfehler hat und aufgrund von erhöhter Beanspruchung des Gedächtnisses bei Vorgabe mehrerer Reize der Lokalisationsfehler erhöht ist. Daher wurde der Lokalisationsfehler einzelner Reize (SS) mit dem des mittleren Reizes bei drei aufeinander folgenden Reizen (K) untersucht (s. Tab. 8.1a, S. 139). Entgegen der Annahme ergibt der Vergleich keinen Unterschied (s. Tab. 8.2, S. 142).

Daher kann zumindest bei einer Stimulusanzahl bis zu drei Reizen und Zeitintervallen zwischen 300 und 1000 ms nicht von einer Beeinflussung des Lokalisationsfehlers durch Gedächtnis- oder Aufmerksamkeitseffekte ausgegangen werden. Die 10-malige Wiederholung der Trials bevor die Probanden die Reizpositionen einschätzten wirkte sich auch hier sicherlich positiv auf die Leistung aus.

8.4.2 Spatiale Effekte

Höhe des Lokalisationsfehlers In Hypothese 6 (s. Kap. 4.3.1, S. 73) wurde angenommen, dass der Lokalisationsfehler in Abhängigkeit von der Nähe der Reizorte zu anatomischen Markierungspunkten variiert. In der Nähe der anatomischen Markierungspunkte – Hand- und Ellenbogengelenk – sollte der Lokalisationsfehler geringer sein als weiter von diesen entfernt, in der Mitte des Unterarms.

Diese Annahme wurde mit den vorliegenden Daten bestätigt (s. Tab. B.11, Anhang B.4.2, S. 285). Dabei scheint das Einflussgebiet des Ellenbogens größer zu sein als das des Handgelenks. In proximaler Richtung nimmt der Lokalisationsfehler ab der Mitte des Unterarms deutlich schneller ab, als in distaler Richtung zum Handgelenk hin. Dieses Ergebnis überrascht etwas, wenn man die größere Beweglichkeit des Handgelenks bedenkt und dessen Bedeutung für manuelle Manipulationen, die größer erscheint als die des Ellenbogens (Vierordt, 1870).

Möglicherweise ist das Ergebnis auf die experimentellen Bedingungen der vorliegenden Studie zurückzuführen. Zum einen war der Arm der Probanden während des

Experiments leicht angewinkelt. Dies könnte zu einer Ausdehnung des Einflussgebietes des Ellenbogens aufgrund propriozeptiver Rückmeldung geführt haben. Zum anderen wurde der Reiz, dessen Veränderungen hier interpretiert werden, als mittlerer innerhalb eines Reizmusters mit drei Reizen (Kontrolle) vorgegeben. Die Reize waren dabei immer ähnlich angeordnet: Der erste Reiz wurde jeweils in der Nähe des Handgelenks vorgegeben, die Position des mittleren Reizes wurde variiert und die des letzten Reizes lag konstant in der Nähe des Ellenbogens. Die Abfolge verlief somit konstant von distal nach proximal. Dies könnte wie bei dem Saltationsreizmuster („reduced rabbit“) zu einer stärkeren Aufmerksamkeitsfokussierung auf proximale Teile der Reizstrecke und somit zu einer verbesserten Lokalisationsfähigkeit in diesem Teil geführt haben.

Richtung der Fehllokalisierung Während bei den Reizpositionen L1–L6 die Fehllokalisierungen im Mittel in proximale Richtung vom physikalischen Reizort abweichen, lässt sich eine solche Richtungspräferenz mit zunehmender Nähe zum Ellenbogen nicht mehr feststellen (s. Abb. 8.3, S. 143). In der Nähe des Ellenbogens bei L7 und L8 treten Fehllokalisierungen in distale Richtung ebenso häufig auf wie in proximale Richtung (s. Tab. B.13, Anhang B.4.2, S. 286). Einen solchen Einfluss lässt sich für Reize in der Nähe des Handgelenks nicht feststellen, die Fehllokalisierung wird dort überwiegend in proximale Richtung vorgenommen. Anscheinend haben die Gelenke zwar den erwarteten Einfluss auf die Höhe des Lokalisationsfehlers aber nicht auf die Richtung der Fehllokalisierung. Nach Green (1982) müssten Reize, die näher am Handgelenk als am Ellenbogen liegen, zum Handgelenk hin fehllokalisiert werden. In den vorliegenden Daten werden diese Reize aber in Richtung zum Ellenbogen fehllokalisiert, während die Reize in der Nähe des Ellenbogens unsystematisch in distale oder proximale Richtung fehllokalisiert werden. Auch dieses Ergebnis lässt sich, ebenso wie die im vorhergehenden Abschnitt erläuterten Veränderungen beim Lokalisationsfehler, mit den experimentellen Bedingungen erklären. Zum einen können propriozeptive Hinweisreize aufgrund der angewinkelten Armposition zu einer verstärkten Repräsentation des Areal in der Nähe des Ellenbogens führen, so dass die ankommenden Reize eher in diese Richtung lokalisiert werden. Zum anderen wurde vermutlich aufgrund der räumlichen Abfolge der Reizmuster von distal nach proximal nach dem Ankündigungsreiz die Aufmerksamkeit in den distalen Teil der Reizstrecke verlagert. Fehllokalisierungen werden dann in den Teil vorgenommen, auf dem der Fokus der Aufmerksamkeit liegt und im fokussierten Gebiet selbst streut

die Fehllokalisation um den physikalischen Reizort. Für die spatiale Kartierung zeigt sich daher an dieser Stelle, dass diese unbeeinflusst von spatiotemporalen Effekten, die auf den Wahrnehmungsraum einwirken, vorgenommen werden sollte.

Die Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche wird durch Aufmerksamkeitseffekte moduliert, die zum einen Einfluss auf das räumliche Auflösungsvermögen haben und zum anderen auf die Richtung der Fehllokalisation. Weiterhin wird die Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche moduliert durch die Körperhaltung, durch visuelle Reize, wie der Blickrichtung (Hamburger, 1980) oder der visuell wahrgenommenen Ausdehnung des Reizareals und durch die Nähe zu anatomischen Markierungspunkten wie den Gelenken. Selbst kleinste Ausschnitte aus dem taktilen Wahrnehmungsraum, wie die hier untersuchten punktuellen Reize, werden im Gesamtzusammenhang eines größeren Netzwerkes, des Körperschemas bestehend aus integrativer Verarbeitung der unterschiedlichen Sinneskanäle, interpretiert. Der Einfluss der Gelenke auf die Lokalisation einzelner Reize weist darauf hin, dass diese Hautareale im somatosensorischen Kortex ein größeres Repräsentationsareal im Vergleich zu entsprechenden Arealen haben, die nicht mit anatomischen Markierungspunkten wie den Gelenken verbunden sind.

8.4.3 Spatiotemporale Effekte

Wie in den vorhergehenden Untersuchungen (s. Kap. 6, S. 117 und Kap. 7, S. 125) tritt der Saltationseffekt auch in der vorliegenden Studie auf. Entsprechend der Annahme zum Saltationseffekt (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 1) wird ein Reiz umso stärker in Richtung zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Reiz fehllokalisiert, je kleiner das Zeitintervall zwischen den beiden Reizen ist (s. Abb. 8.4, S. 145). Die perzeptive Repräsentation der räumlichen Anordnung von Reizen wird durch die zeitliche Abfolge der Reize beeinflusst. Dies entspricht der in Anlehnung an das neuronale Netzwerkmodell für die Wahrnehmung getroffenen Vorhersage (s. Kap. 3.4.1, S. 61).

Individuelle Kennlinien Wie schon in den beiden Studien zuvor berichtet ist auch in dieser Studie eine hohe interindividuelle Variation bei den Kennlinien des Saltationseffekts zu beobachten (s. Abb. B.12, Anhang B.4.3, S. 289). Der Zeitbereich, innerhalb dessen der Saltationseffekt auftritt, ist interindividuell unterschiedlich. Darin spiegeln sich individuelle Unterschiede der Integrationszeiten wider (Merzenich et al., 1993). Diese Unterschiede könnten ein wichtiger Faktor bei der Erklärung

der Entwicklung verschiedener Störungen wie der Dyslexie (Merzenich et al., 1993; Shore et al., 1998) oder fokaler Dystonie sein (Blake et al., 2002). Personen mit erhöhten Integrationszeiten könnten ein erhöhtes Risiko haben solche Störungen zu entwickeln.

Die individuellen Kennlinien unterscheiden sich nicht nur in der Höhe des Effekts (Betrag von S1) und dem SOA-Bereich, innerhalb dessen der Effekt auftritt, sondern auch im Verlauf des Zusammenhangs. Bei einem Teil der Probanden lässt sich der Zusammenhang am besten durch ein lineares Modell abbilden. Bei einem anderen Teil hingegen bildet ein quadratisches oder kubisches Modell die Daten besser ab (s. Tab. B.18, Anhang B.18, S. 290). Diese interindividuelle Variation des Effekts wird durch die Darstellung der Stichprobenmittelwerte nicht optimal abgebildet. Da der allen Probanden gemeinsame Trend in der Kennlinie des Saltationseffekt auch in den gemittelten Werten erkennbar bleibt, wird diese Darstellung aber weiterhin beibehalten.

Häufigkeit des Saltationseffekts Der Saltationseffekt tritt wie schon in den beiden vorhergehenden Studien auch in der vorliegenden Untersuchung in der überwiegenden Mehrzahl der Messungen auf (80 %, N = 55; s. Tab. 8.3). Die Auftretenshäufigkeit des Saltationseffekts entspricht ungefähr der von Vorstudie 2 (75 %), in der die Erhebung mit der gleichen Reizgeberanordnung und Antwortmethode durchgeführt wurde. Die Replikation dieses Ergebnisses zeigt, dass mit der vorliegenden Applikationsmethode eine reliable Messung des Effekts möglich ist.

Die Messungen, bei denen der Saltationseffekt nicht nachweisbar ist (20 %), treten bei verschiedenen Probanden auf. Dies zeigt, dass nicht einzelne Probanden den Saltationseffekt nicht wahrnehmen können. Offensichtlich führt der vorliegende experimentelle Aufbau zu intraindividuellen Schwankungen beim Auftreten des Effekts. Wie in den beiden Vorstudien schon diskutiert liegt diese Variabilität vermutlich am gedämpften Verlauf der mechanischen Druckreize (vgl. Verlaufsscharakteristik der Druckreize in Kap. 5.1.1, S. 79). Nach Geldard und Sherrick (1978, S. 3) erhöhen kurze Stimuli mit einem rechteckförmigen Verlauf die Auftretenswahrscheinlichkeit, während ein gedämpfter Reizverlauf diese verringert (s. Kap. 3.1.6, S. 38). In der folgenden Hauptstudie 2 (Kap. 9, S. 157) werden daher kurze mechanische Reize mit einer steilen ansteigenden und abfallenden Flanke verwendet.

Exodus und Koinzidenz Im Unterschied zu den Ergebnissen von Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975, S. 53; Geldard & Sherrick, 1972) zeigt sich in den vorliegenden Daten zudem, dass weder ein Koinzidenz- noch ein Exoduspunkt auftreten muss (s. Abschnitt: Exodus und Koinzidenz in Kap. 8.3.3, S. 144). Die beiden Punkte beschreiben Anfang und Ende der Kennlinie des Zusammenhangs zwischen dem Zeitverlauf der Stimulation und der Integration der beiden zeitlich assoziierten Reize beim Saltationseffekt (s. Kap. 5.7.4, S. 109). Nach Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975, S. 53; Geldard & Sherrick, 1972) müsste bei dem hier verwendeten Zeitbereich bei dem überwiegenden Teil der Saltationskennlinien ein Exodus- und Koinzidenzpunkt zu beobachten sein.

Unterschiedliche Ursachen können für dieses Ergebnis verantwortlich sein. Zum einen ist möglicherweise der Bereich innerhalb dessen die SOA-Intervalle zwischen den beiden zeitlich assoziierten Reizen variiert wurde nicht ausreichend. Zum anderen könnte auch der ungünstige gedämpfte Stimulusverlauf (vgl. Kap. 5.1.1, S. 79) dazu geführt haben, dass der Saltationseffekt nicht in allen Ausprägungen auftrat. Auch die Unterschiede bezüglich der Durchführungsmodi zwischen den Untersuchungen von Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975, S. 51, Geldard & Sherrick, 1972, 1990) und der vorliegenden Studie könnten für dieses Ergebnis verantwortlich sein. Bei dem von Geldard und Kollegen verwendeten Herstellungsverfahren waren die Reizgeber sichtbar und der Exodus- und der Koinzidenzpunkt wurden explizit abgefragt (s. Kap. 3.1.7, S. 39). Dadurch wird die Reizstrecke visuell verankert. Bei der Integration von Informationen verschiedener sensorischer Systeme kann bei divergierenden Informationen das visuelle System über das taktile dominieren und der taktile Wahrnehmungsraum entsprechend verändert werden (Pavani et al., 2000). Wird nun der taktile Wahrnehmungsraum dem visuellen angepasst, führt dies zu einer anderen Lokalisation des Reizes und zu einer flacheren Saltationskennlinie. Die vorliegenden Daten sprechen dafür, dass sich die taktil wahrgenommene Reizstrecke von der visuell wahrgenommenen deutlich unterscheidet. Ausgehend von der Annahme, dass das Saltationsphänomen auf integrative Verarbeitungsprozesse, wie sie im neuronalen Netzwerkmodell von Wiemer und Kollegen (2000; s. Kap. 2.1.5, S. 13) beschrieben werden, zurückzuführen ist, muss daher angenommen werden, dass sich je nach dominierendem Sinnessystem die Koordinaten des die Reizstrecke repräsentierenden Netzwerkes verändern.

Gerade die Fehllokalisation des Ankündigungsreizes (S0) bei Reizmuster RR, der mit einem langen Zeitintervall ($SOA > 1040$) vor den beiden zeitlich eng assoziierten

Reizen (S1, S2) vorgegeben wird, spricht für die veränderte perzeptive Repräsentation der Reizstrecke. Diese Fehllokalisierung wird von Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975; Geldard & Sherrick, 1972; Geldard et al., 1981a, 1981b) ebenfalls nicht beobachtet, da die Position von S0 im Versuchsaufbau visuell verankert war. Der Ankündigungsreiz wird in den vorliegenden Daten wie in Hypothese 9 (s. Kap. 4.3.2, S. 73) erwartet nicht in Abhängigkeit vom Zeitintervall zwischen den beiden nachfolgenden integrierten Reizen (SOA S1–S2) fehllokalisiert. Allerdings besteht ein enger Zusammenhang zwischen der Fehllokalisierung von S0 und S1, d. h. zwischen dem Ankündigungsreiz und der Fehllokalisierung des nachfolgenden Reizes. S0 wird umso stärker in proximale Richtung fehllokalisiert, je stärker S1 in distale Richtung lokalisiert wird. In der Wahrnehmung findet somit eine integrative Verarbeitung der beiden Reize statt, abhängig von der wahrgenommenen Entfernung zwischen den beiden. Der Einfluss kontextueller Faktoren auf die Lokalisation muss somit bei der Interpretation dieses Ergebnisses angenommen werden. Die wahrgenommene Position des zweiten Reizes (S1), dient ähnlich wie die anatomischen Markierungspunkte als Bezugspunkt zur Lokalisation des Reizes (s. Kap. 2.2.1, S. 18; Green, 1982).

Die vorliegenden Daten bezüglich des Zeitverlaufs integrativer Verarbeitung widersprechen dem Netzwerkmodell von Wiemer und Kollegen (2000). Nach diesem Modell sollte eine Integration der beiden Reize nur im Bereich bis 200 ms auftreten. Zwischen 200 bis 400 ms sollte Segregation, d. h. eine Überschätzung der Distanz zwischen den beiden Reizen stattfinden (s. Kap. 2.1.5, S. 13). Der fehlende Exoduspunkt belegt allerdings, dass auch über ein SOA von 260 ms hinaus noch Integration und keine Segregation der Reize zu erwarten ist. In der folgenden Studie wird daher untersucht, ob sich die Auftretenswahrscheinlichkeit des Koinzidenzpunktes bei Hinzunahme kürzerer Intervalle (< 40 ms) und die eines Exoduspunktes bei Hinzunahme längerer Intervalle (> 260 ms) erhöht.

Aufmerksamkeitseffekte Auch der letzte Reiz S2 bei Reizmuster RR wird entsprechend der Hypothese 7 (s. Kap. 4.3.2, S. 73) in Abhängigkeit vom Zeitintervall zum vorhergehenden Reiz (S1) fehllokalisiert (s. Kap. 8.3.3, S. 144). Da die Fehllokalisierung deutlich geringer ist, als die des vorhergehenden Reizes S1, kann allerdings auch in dieser Studie eine symmetrische Anziehung der beiden Reize nicht beobachtet werden (Kilgard & Merzenich, 1995).

Die Fehllokalisierung der beiden zeitlich assoziierten Reize S2 und S1, wurde wie in den vorhergehenden Studien schon vermutet, durch Aufmerksamkeitseffekte mo-

duliert. Durch die immer gleiche räumliche Abfolge der Reize von distal nach proximal wurde nach dem Ankündigungsreiz die Aufmerksamkeit vom distalen Bereich der Reizstrecke zum proximalen Teil gelenkt, in dem die weiteren Stimuli erwartet wurden. Aufgrund der Aufmerksamkeitsverlagerung wird die Positionierung beider Reize im fokussierten proximalen Teil vorgenommen (Kilgard & Merzenich, 1995). Dieses Ergebnis spricht für die Annahme, dass zunächst eine Streckenschätzung in Abhängigkeit vom SOA zwischen den Reizen vorgenommen wird und erst danach die beiden Reize abhängig von der geschätzten Distanz in Relation zueinander positioniert werden.

8.4.4 Zusammenfassung

Die beobachteten normgerechten Lokalisationsfehler sprechen für die Annahme, dass mit dem vorliegenden Versuchsaufbau eine reliable Messung der Repräsentation von taktilen Reizen auf der Körperoberfläche möglich ist (s. Hamburger, 1980; s. Kap. 2.2.3, S. 22). Die räumliche Wahrnehmung von Reizen auf dem Unterarm wird durch die Nähe zu anatomischen Markierungspunkten beeinflusst, wobei das Einflussgebiet des Ellenbogens größer ist als das des Handgelenks.

Eine Beeinflussung der Anordnung der Reize im Wahrnehmungsraum durch die zeitliche Abfolge der Reize wurde nachgewiesen. Die Verschiebung des subjektiv wahrgenommenen Reizortes eines Stimulus war umso ausgeprägter, je kürzer das Zeitintervall zu dem nachfolgenden räumlich entfernten Reiz war (Saltationseffekt). Betroffen ist hauptsächlich der erste Reiz S1, wobei auch der nachfolgende Reiz S2 in geringerem Ausmaß in Richtung von S1 fehllokalisiert wird. Eine dynamische Modulation der Repräsentation von taktilen Reizen auf der Körperoberfläche durch spatiotemporale Reizmuster konnte nachgewiesen werden. Die Replikation eines Teils der Ergebnisse von Geldard & Sherrick (1972) ist mit dem vorliegenden Aufbau möglich. Bezüglich der Stimulusparameter wie Dauer und Reizverlauf müssen Veränderungen vorgenommen werden. Abzuwarten bleibt, ob die Veränderung der Stimulusparameter zu einer Erhöhung der Auftretenswahrscheinlichkeit des Saltationseffekts führt.

9 Hauptstudie 2: Psychophysik taktiler Illusionen

Diese Studie wurde mit dem Ziel durchgeführt, einen Teil der Annahmen zu prüfen, die sich aus dem integrativen Modell neuronaler Verarbeitungsmechanismen spatiotemporaler Illusionen ableiten lassen (s. Kap. 3.4.1, S. 61).

Es werden spatiotemporale Reizmuster vorgegeben, deren zeitliche Abfolge über einen weiten SOA-Bereich (0–1020 ms) variiert. Überprüft wird bis zu welchem Zeitabstand zwei Reize integriert und ab wann sie segregiert werden. Neben den spatiotemporalen Reizmustern werden auch einzelne Reize vorgegeben. Die Untersuchung der Lokalisation einzelner Reize erlaubt eine spatiale Kartierung des Reizareals im Wahrnehmungsraum, die der spatiotemporalen Kartierung gegenübergestellt wird.

Aus dem Modell neuronaler Verarbeitungsmechanismen spatiotemporaler Illusionen (s. Kap. 3.4.1, S. 61) ist abzuleiten, dass repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern die Repräsentation des gereizten Hautareals verändert (Wiemer et al., 2000). Neben dem dynamischen Effekt spatiotemporaler Stimulation auf die Topographie des Wahrnehmungsraums tritt auch eine überdauernde Veränderung der Topographie des Wahrnehmungsraumes durch repetitive Stimulation auf (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothesen 11 und 12). Als *dynamisch* werden die Ortsverschiebungen in Abhängigkeit vom Zeitverlauf des Reizmusters bezeichnet, die unmittelbar bei der ersten Präsentation eines spatiotemporalen Reizmusters auftreten (Saltationseffekt). Als *längerfristig* werden Veränderungen bei der Lokalisation von Reizen bezeichnet, die eindeutig auf wiederholte Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern zurückzuführen sind. Die Bezeichnung „längerfristige Effekte“ wurde gewählt, um diese von den dynamischen Effekten begrifflich abzugrenzen.

Obwohl der Saltationseffekt in Anlehnung an neuronale Plastizitätsmechanismen interpretiert wird (s. Kap. 3.4.1, S. 61), können die Begriffe zur Einteilung des Zeitverlaufes bei plastischen Vorgängen im Gehirn nicht übernommen werden. Dort

werden alle Veränderungen als dynamisch bezeichnet, die innerhalb von wenigen Stunden auftreten, also auch die in der vorliegenden Arbeit als längerfristig bezeichneten Effekte (Gilbert, 1998).

9.1 Fragestellung

9.1.1 Spatale Effekte

Entsprechend der in Hauptstudie 1 bestätigten Annahme wird eine bessere Lokalisationsleistung in der Nähe von anatomischen Markierungspunkten gegenüber anderen Arealen erwartet (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 6).

In der vorliegenden Hauptstudie wird die Untersuchung an zwei unabhängigen Gruppen durchgeführt, die sich in Bezug auf das Reizareal und die Applikationsform unterscheiden. Gruppe 1 erhält die Reize von unten auf die ventrale Seite des Unterarms (Reizgeberanordnung 3). Gruppe 2 hingegen erhält die Reize von oben auf die dorsale Seite des Unterarm (Reizgeberanordnung 4; s. d. Reizgeberanordnungen in Kap. 5.1.3, S. 83). Bei Gruppe 1 unterliegt die Schätzung der Reizpositionen einer besonderen Schwierigkeit: die Reize werden auf die ventrale Seite appliziert aber auf der dorsalen Seite angezeigt. Der subjektive Reizort muss von den Probanden daher von der ventralen auf die dorsale Seite des Unterarms projiziert werden. Dies könnte bei Gruppe 1 zu höheren Punktlokalisationsfehlern führen. Allerdings waren die Punktlokalisationsfehler in Hauptstudie 1, mit den gleichen Bedingungen wie bei Gruppe 1, normgerecht, d. h. vergleichbar mit aus der Literatur bekannten Werten (Hamburger, 1980; vgl. Ergebnisse zur Punktlokalisation in Hauptstudie 1 in Kap. 8.3.1, S. 139; s. Kap. 8.4.1, S. 147). Da zudem bei beiden Gruppen eine visuelle Hinwendung zum Reizareal möglich ist, ohne das Reizareal direkt sehen zu können, wird trotz der Applikationsunterschiede kein Unterschied bezüglich der Lokalisationsleistung angenommen (Tipper et al., 1998; s. auch Kap. 2.2.3, S. 22). Nach Tipper und seinen Kollegen (1998) reicht die Möglichkeit der visuellen Hinwendung zum Reizareal aus, um einen Anstieg der supramodalen Aufmerksamkeit zu verursachen, durch den die Lokalisationsleistung bei taktilen Reizen verbessert wird.

9.1.2 Spatiotemporale Effekte

Dynamische Effekte

Die in den folgenden Paragraphen beschriebenen Effekte sollen jeweils schon bei einmaliger Vorgabe eines entsprechenden spatiotemporalen Reizmusters auftreten und werden daher im Folgenden auch dynamische Effekte genannt.

Saltationseffekt Die Hypothesen über das prinzipielle Auftreten des Saltationseffekts sind auch für die vorliegende Studie gültig. Erwartet wird, dass ein Reiz (S1) in systematischer Abhängigkeit vom Zeitintervall zum räumlich entfernten nachfolgenden Reiz (S2) fehllokalisiert wird (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 1). Erwartet wird zudem, dass der Effekt bei allen Probanden auftritt (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 2).

Effekt eines Ankündigungsreizes Durchgeführt werden zwei unterschiedliche Reizmuster zur Herstellung des Saltationseffekts: Reizmuster URR („utterly reduced rabbit“) und RR („reduced rabbit“). Bei Reizmuster URR fehlt im Unterschied zu Reizmuster RR der Ankündigungsreiz. Die vergleichende Untersuchung beider Reizmuster klärt die Frage nach dem Einfluss des Ankündigungsreizes (S0). Dieser könnte eine Verlagerung der Aufmerksamkeit auf den Teil des Reizareals zur Folge haben, in dem die nachfolgenden Reize erwartet werden. Die Verlagerung des Fokus der Aufmerksamkeit führt dazu, dass die nachfolgenden Reize in dieses Areal fehllokalisiert werden (vgl. Kilgard & Merzenich, 1995; s. Kap. 3.4.1, S. 61). Daher wird davon ausgegangen, dass bei Reizmuster RR der mittlere Reiz S1 stärker zum zeitlich eng assoziierten Reiz S2 fehllokalisiert wird, als dies bei Reizmuster URR der Fall ist (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 8).

Symmetrische Fehllokalisation In Hauptstudie 1 konnte zudem anhand der Ergebnisse zum Saltationseffekt nachgewiesen werden, dass nicht nur der vorhergehende Reiz zum nachfolgenden Reiz fehllokalisiert wird, sondern auch eine umgekehrte, wenn auch nicht symmetrische, Anziehung stattfindet (s. Kap. 8.3.3, S. 144). Der letzte Reiz (S2) bei Reizmuster RR wird in Abhängigkeit vom Zeitintervall zum vorhergehenden Reiz (S1) fehllokalisiert (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 7). Die Fehllokalisation von S2 ist in Hauptstudie 1 deutlich geringer ausgeprägt als die von S1. Dies kann auf die nonverbale instruktive Wirkung der räumlichen Abfolge der Reizmuster zurückgeführt werden. Während der Ankündigungsreiz (S0) immer im

distalen Teil des Reizareals vorgegeben wird, folgt S2 immer im proximalen Teil. Mit dem Ankündigungsreiz findet vermutlich eine Verlagerung der Aufmerksamkeit in den proximalen Teil der Reizstrecke statt, in dem die nachfolgenden Reize erwartet werden. Die methodischen Bedingungen bezüglich der Instruktionen und der Abfolge der Reizmuster von distal nach proximal in Hauptstudie 2 stimmen mit denen in Hauptstudie 1 in weiten Teilen überein. Daher werden in diesem Punkt vergleichbare Ergebnisse wie in Hauptstudie 1 erwartet.

Fehllokalisation des Ankündigungsreizes In den vorhergehenden Studien konnte bisher die Annahme bestätigt werden, dass bei Reizmuster RR der Ankündigungsreiz (S0) nicht in Abhängigkeit vom Zeitintervall zwischen den beiden nachfolgenden zeitlich assoziierten Reizen (S1, S2) fehllokalisiert wird (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 9). Diese Annahme wird in der vorliegenden Studie erneut überprüft.

Einfluss der Applikation Weiterhin wird untersucht, wie häufig der Saltationseffekt innerhalb der beiden Gruppen und bei den verschiedenen Saltationsreizmustern auftritt. Mit der Einführung von Reizgeberanordnung 4 wird der Versuchsaufbau wieder stärker an den von Geldard und seinen Kollegen (s. Kap. 3.1.7, S. 39; Geldard & Sherrick, 1986) angeglichen: Die Reize werden von oben auf den dorsalen Unterarm appliziert. Da in den vorhergehenden Studien deutliche Unterschiede zu den Ergebnissen von Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975; Geldard & Sherrick, 1972) zu beobachten waren, soll die Applikation als eine Ursache ausgeschlossen werden. Im Unterschied zu den Ergebnissen von Geldard (1975, S. 50) waren die in Hauptstudie 1 beobachteten Saltationskennlinien flacher und beim großen Teil konnte weder ein Exodus- noch ein Koinzidenzpunkt beobachtet werden.

Segregation Wie sich in den Ergebnissen von Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975, S. 53; Geldard & Sherrick, 1972; Geldard et al., 1981a, 1981b) zeigt, werden zwei Reize bis zu Zeitabständen von 300 ms integriert. Daher wurde in der vorliegenden Arbeit zunächst angenommen, dass segregative Prozesse in der Wahrnehmung ab Intervallen von 300 ms auftreten (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 10) und nicht wie Wiemer et al. (2000; s. Kap. 2.1.5, S. 13) annehmen, schon ab Intervallen von 200 ms.

Die Ergebnisse von Hauptstudie 1 (s. Abschnitt: Exodus und Koinzidenz in Kap. 8.3.3, S. 146) lassen nun sogar vermuten, dass Integration darüber hinaus auch noch

bei Zeitintervallen > 300 ms auftritt, d. h. der Punkt ab dem der integrative Verarbeitungsprozess in einen segregativen umschlägt sogar noch weiter verschoben werden muss. Daher werden nun in der vorliegenden Studie die Zeitintervalle zwischen den beiden Reize über einen weiten Bereich variiert, um so zu überprüfen, ob segregative Prozesse überhaupt auftreten und ab welchem Punkt die integrative Verarbeitung in eine segregative wechselt.

Effekt repetitiver Stimulation

Als längerfristig werden Veränderungen in der Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche bezeichnet, die auf wiederholte Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern zurückzuführen sind (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothesen 11 und 12). Erwartet wird, dass bei repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern die Distanz zwischen zwei kurz aufeinander folgenden Reizen (S1, S2) zunehmend stärker verkürzt wahrgenommen wird. Zudem soll sich diese veränderte Repräsentation von Reizen auch auf die Lokalisation von einzelnen Reizen auswirken.

9.2 Methodik

9.2.1 Stichprobe

Die Gesamtstichprobe von 33 Probanden ist unterteilt in Gruppe 1 mit 15 Probanden und Gruppe 2 mit 18 Probanden. Das Alter der Probanden in Gruppe 1 liegt zwischen 19 und 33 Jahren ($M = 24$). Von den 15 Probanden sind 9 weiblich und alle 15 Probanden sind Rechtshänder. In Gruppe 2 liegt das Alter der Probanden zwischen 19 und 47 Jahren ($M = 26$). Es nahmen 12 weibliche Probanden teil, von denen eine Linkshänderin ist.

9.2.2 Apparatur

Gegenüber den vorherigen Studien wurde die Druckluftzuleitung zwischen Ventil und Reizgeber von 7 auf 1 m verkürzt. Dies führt zu einem zur Herstellung des Saltationseffekts besser geeigneten Reizverlauf (s. Geldard & Sherrick, 1978, S. 3; s. auch Kap. 3.1.6, S. 38). Bei einer Dauer von 20 ms sind die Reize annähernd rechteckförmig (vgl. die Reizcharakteristiken bei unterschiedlich langen Druckluftzuleitungen in Kap. 5.1.1, Abb. 5.2c, S. 79). Die Steuerung der Applikation der

Reizmuster wurde mit der Realtime-Linux-Version des Programms VISORLINUX/1 vorgenommen (s. Kap. 5.1.5, S. 91).

Gruppe 1 Die Reize wurden mit Reizgeberanordnung 3 appliziert (s. Abb. 9.1a; vgl. auch Abschnitt: Reizgeberanordnung 3 in Kap. 5.1.3, S. 86). Mit den acht in den Boden der Armschiene eingelassenen Reizgebern wird die ventrale Seite des Unterarms gereizt. Die Reizgeber sind im Unterschied zu der in Hauptstudie 1 verwendeten Anordnung 2 in der Höhe adjustierbar. Dies lässt eine individuelle Einstellung der Druckintensität der Reizgeber zu.

Der erste Reizgeber ist im Mittel 82.40 mm (SD = 20.32 mm) vom Processus styloideus ulnae entfernt. Reizgeber L1 liegt bezogen auf die Armlänge (M = 247.00 mm, SD = 14.93 mm) zwischen Handgelenk und Ellenbogen im Mittel bei 33 % (SD = 9 %) der Strecke.

Gruppe 2 Die Reize wurden mit Reizgeberanordnung 4, bei der die acht Reizgeber in eine Halterung eingelassen sind, von oben auf die dorsale Seite des Unterarms appliziert (s. Abb. 9.1c; vgl. auch Abschnitt: Reizgeberanordnung 4 in Kap. 5.1.3, S. 87). Die in der Höhe adjustierbaren Reizgeber ermöglichen eine individuelle Einstellung der Druckintensität.

Der erste Reizgeber liegt im Mittel 82.78 mm (SD = 29.30 mm) vom Processus styloideus ulnae entfernt. In Bezug zur Strecke zwischen Handgelenk und Ellenbogen (M = 238.33 mm, SD = 20.96 mm) liegt L1 im Mittel bei 21 % (SD = 11 %).

9.2.3 Experimentelles Design

Hauptstudie 2 gliedert sich in zwei faktorielle Untersuchungsdesigns, mit Messwiederholungen auf den Faktoren SOA und Reizort, einem Gruppenfaktor mit zwei unabhängigen Gruppen (1, 2) und 6 Replikationen (Block) innerhalb des Untersuchungstermins.

Um spatiale Effekte bei der Lokalisation von taktilen Reizen zu untersuchen wurden in Hauptstudie 2 Stimulismuster der Klasse SS vorgegeben (s. Tab. 9.1a). Die Einzelnen Stimuli (S1) wurden an jeder möglichen Reizposition (L1–L8) in pseudo-randomisierter Reihenfolge (L3, L8, L2, L5, L1, L6, L4, L7) vorgegeben. Ein Block, in dem die unterschiedlichen Trials einmal enthalten waren, wurde 6-mal innerhalb der Untersuchung wiederholt.

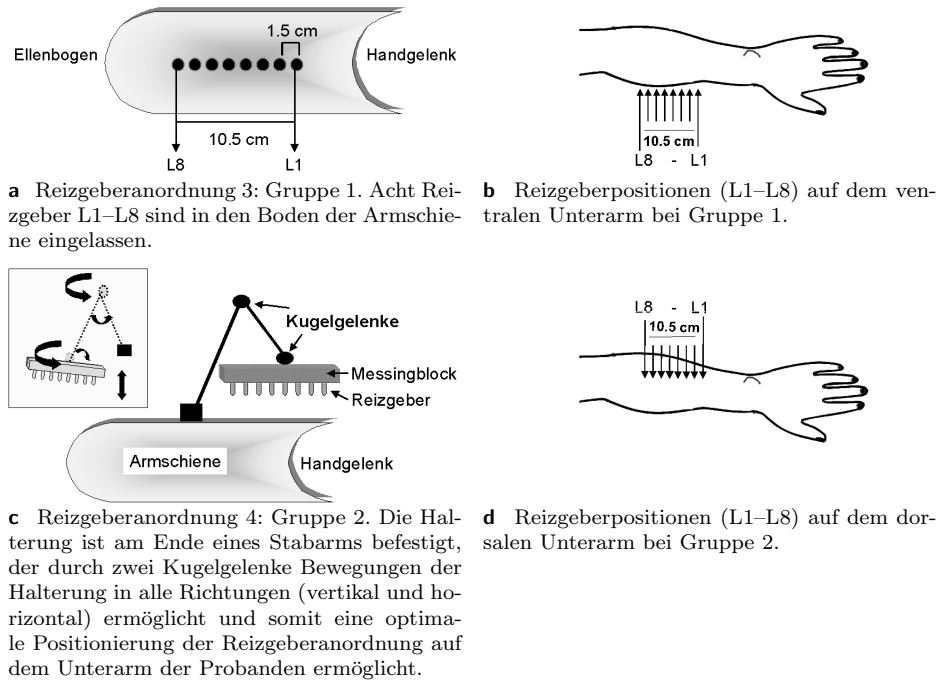


Abbildung 9.1: Experimentelle Aufbauten in Hauptstudie 2.

Spatiotemporale Effekte wurden mit zwei unterschiedlichen Saltationsreizmustern URR und RR untersucht und die Effekte miteinander verglichen (s. Tab. 9.1b). Bei Reizmuster URR wurde S1 bei Reizposition L1 vorgegeben, S2 bei L8. Das SOA zwischen S1 und S2 variierte von 0 bis 1020 ms. Aufgrund der Ergebnisse von Hauptstudie 1 wurde eine Reihe längerer und auch kürzerer Intervalle hinzugenommen (0, 20, 366, 516, 725, 1020 ms). Die insgesamt 19 unterschiedlichen Trials waren in einem Block einmal in pseudorandomisierter Reihenfolge enthalten (SOA S1–S2 [ms]: 140, 20, 1020, 516, 260, 366, 240, 100, 160, 180, 80, 725, 60, 0, 200, 70, 40, 220, 120). Ein Block wurde innerhalb der Untersuchung 6-mal wiederholt.

Bei Reizmuster RR wurden jeweils S0 und S1 bei Reizposition L1 vorgegeben und S2 bei L8. Reiz S0 diente als Ankündigungsreiz und wurde mit einem SOA von 1020 ms vor S1 vorgegeben. Das Intervall zwischen S1 und S2 variierte von 0 bis 1020 ms. Die 19 Trials waren in einem Block in pseudorandomisierter Reihenfolge (SOA S1–S2 [ms]: 1020, 220, 0, 200, 60, 180, 140, 70, 100, 120, 160, 240, 80, 366, 725, 40, 20, 260, 516) einmal enthalten. Ein Block wurde 6-mal wiederholt.

Die Blocks mit den unterschiedlichen Reizmusterklassen (SS, URR, RR) wurden in der Untersuchung in pseudorandomisierter Reihenfolge vorgegeben (s. Tab. 9.2).

Vor der Untersuchungsphase wurde die Druckintensität der Reizgeber individuell

9 Hauptstudie 2: Psychophysik taktiler Illusionen

a Experimentelles Design zur Untersuchung spatialer Effekte

Reizort (L)	Block		
	1		6
	SS		SS
	1		1
	2		2
	3		3
	4	...	4
	5		5
	6		6
	7		7
	8		8

b Experimentelles Design zur Untersuchung spatiotemporaler Effekte

SOA S1-S2 [ms]	Block				
	1			6	
	URR	RR		URR	RR
	0	0		0	0
	20	20		20	20
	40	40		40	40
	60	60		60	60
	70	70		70	70
	90	90		90	90
	100	100		100	100
	120	120		120	120
	140	140	...	140	140
	160	160		160	160
	180	180		180	180
	200	200		200	200
	220	220		220	220
	240	240		240	240
	260	260		260	260
	366	366		366	366
	516	516		516	516
	725	725		725	725
	1020	1020		1020	1020

Tabelle 9.1: Experimentelle Designs der Hauptstudie 2. a) Spatiale Effekte werden mit Reizmuster SS (einzelne Reize) untersucht. Variiert wird der Reizort (L). b) Spatiotemporale Effekte werden mit Reizmuster URR („utterly reduced rabbit“) und RR („reduced rabbit“) untersucht. Variiert wurde das Zeitintervall SOA zwischen S1 und S2.

Tabelle 9.2: Abfolge der Reizmusterklassen in Hauptstudie 2.

Block	Reizmuster		
1	SS	URR	RR
2	RR	SS	URR
3	URR	SS	RR
4	URR	SS	RR
5	URR	SS	RR
6	RR	SS	URR

für jeden Probanden angepasst (vgl. die Beschreibung des Untersuchungsablaufs in Kap. 5.5.4, S. 100). Die Intensität der Reizgeber wurde von den Probanden mit einer Vergleichsmethode eingeschätzt und entsprechend der Urteile der Probanden angeglichen.

Im Unterschied zu Hauptstudie 1 wurde ein Trial vor der Einschätzung der Probanden nur einmal präsentiert, dafür aber die Anzahl der Messwiederholungen erhöht.

Dadurch wird zwar evtl. die Fehlerwahrscheinlichkeit bei der Lokalisation erhöht, es können aber Veränderungen über die Zeit bei repetitiver Reizung untersucht werden.

9.3 Ergebnisse

9.3.1 Spatiale Effekte

Wie in Hauptstudie 1 wird auch in der vorliegenden Studie bei der Darstellung der Ergebnisse der spatialen Effekte zwei unterschiedliche Messwerte verwendet. Der Begriff Fehllokalisation beinhaltet die über die Stichprobe gemittelten Abweichungswerte der subjektiven Schätzungen von den physikalischen Reizorten (ΔS). In diesem Wert ist die Information enthalten in welche Richtung (proximal oder distal) im Mittel in der Stichprobe die Fehllokalisation vorgenommen wird. Mit dem Begriff Lokalisationsfehler wird hingegen der Abweichungsbetrag ($|\Delta S|$) bezeichnet. In diesen Wert geht der absolute Betrag der Abweichung der Positionsschätzung vom physikalischen Reizort ein. Er enthält keine Information über die Richtung der Abweichung.

Gruppeneffekt

In der Mixed-Model-Analyse der Fehllokalisationswerte (ΔS) zeigt sich kein Effekt auf dem Faktor Gruppe ($F = 1.91$, $p = 0.1765$; s. Tab. B.20, Anhang B.5.1, S. 292). Obwohl sich die beiden Gruppen bezüglich des Applikationsmodus unterscheiden – Gruppe 1 erhält die Reize auf die ventrale Seite des Unterarms und schätzt auf dieser Seite auch die Reizposition ein, während Gruppe 2 die Reize auf die dorsale Seite erhält und die Einschätzung der Reizposition auf der ventralen Seite vornimmt – ergeben sich keine Unterschiede bei der Lokalisation einzelner Reize (s. Abb. B.13, Anhang B.5.1, S. 292).

Längerfristiger Effekt: Block

Ein deutlicher Effekt zeigt sich in der Mixed-Model-Analyse für den Messwiederholungsfaktor Block ($F = 52.93$, $p < 0.0001^{**}$; s. Tab. B.20, Anhang B.5.1, S. 292). Die Höhe der Fehllokalisation nimmt insbesondere von Block 1 zu 2 bei den Reizpositionen L1–L6 deutlich zu (Interaktion Reizort \times Block: $F = 18.84$, $p < 0.0001^{**}$; s. Abb. 9.2).

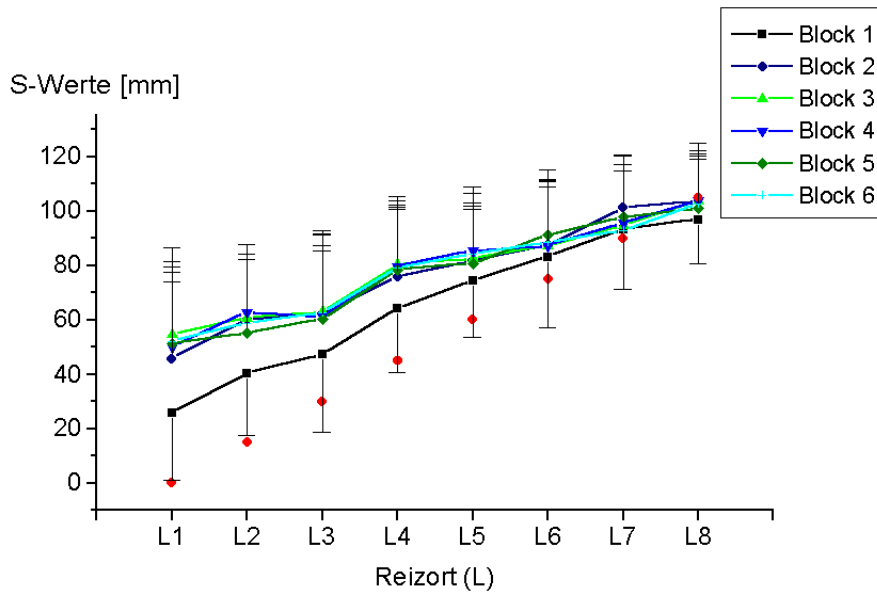


Abbildung 9.2: Längerfristiger Effekt bei der Lokalisation einzelner Reize (Block). Darstellung der gemittelten S-Werte (durchgezogene Linien) bei einzelnen Reizen (SS; N = 33). Die roten Punkte markieren die physikalischen Reizpositionen (L). Deutlich zu sehen ist der Anstieg der Fehllokalisation von Block 1 (schwarze Linie) zu Block 2 (blaue Linie).

Einfluss des Reizortes auf die taktile Punktlokalisation

Fehllokalisation Ein signifikanter Effekt ($F = 142.60$, $p < 0.0001^{**}$) auf die Fehllokalisationswerte ergibt sich in der Mixed-Model-Analyse wie erwartet für den Faktor Reizort (s. Tab. B.20, Anhang B.5.1, S. 292). Die Werte nehmen von L1 (distal) bis L8 (proximal) deutlich ab (s. Abb. 9.3).

Die Fehllokalisation wird bei den Reizorten L1–L7 deutlich häufiger in proximale als in distale Richtung vorgenommen (s. Tab. B.22, Anhang B.5.1, S. 293). Bei Reizort L8 ist diese Richtungspräferenz in der Stichprobe nicht mehr zu beobachten.

Lokalisationsfehler Wie im vorhergehenden Abschnitt („Längerfristiger Effekt: Block“) berichtet wurde, hat die Variable Block einen deutlichen Effekt auf die Höhe der Fehllokalisation einzelner Reize, die von Block zu Block ansteigt. Ein Effekt auf den Lokalisationsfehler ist somit ebenfalls vorhanden. Daher werden zum Vergleich mit den aus der Literatur für den Unterarm bekannten Werte (Hamburger, 1980) nur die Werte von Block 1 herangezogen.

Der Lokalisationsfehler $|\Delta S|$ nimmt von Reizort L1–L8 deutlich ab (s. Tab. B.23, Anhang B.5.1, S. 293). Bei Reizposition L1 liegt der Fehler im Mittel bei 29.84 (SD = 19.04 mm), während bei L8 der Fehler im Mittel nur noch bei 12.94 mm

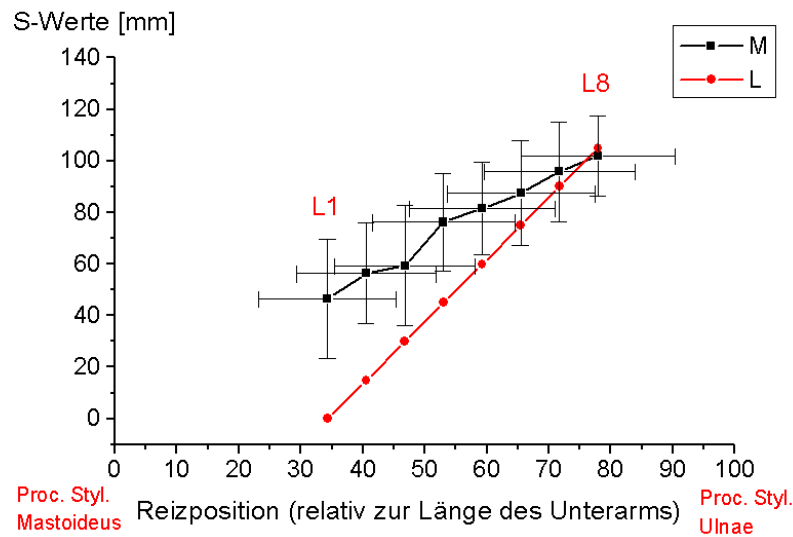


Abbildung 9.3: Effekt der Reizposition auf die Lokalisation einzelner Reize. Darstellung der mittleren S-Werte (M) für jede der Reizpositionen L1–L8. Auf der X-Achse sind die Reizpositionen in Bezug auf die Länge des Unterarms der Probanden abgetragen. Mittelwerte und Standardabweichungen der S-Werte wurden aus den probandenweise ermittelten Mittelwerten ($N_{PB} = 6$, $n = 33$) berechnet. Die rote Linie zeigt die physikalischen Reizorte an.

($SD = 12.80$ mm) liegt. Die Werte unterscheiden sich nicht bedeutsam von den Werten die Hamburger (1980) für den Unterarm berichtet (s. Kap. 2.2.3, S. 22). In seiner Studie fand er Lokalisationsfehler im Bereich von 10.4–18.1 mm. Diese Werte liegen im Streubereich der Werte der vorliegenden Studie.

9.3.2 Spatiotemporale Effekte: „reduced rabbit“

Der Einfluss von SOA S1–S2 auf die Fehllokalisierung von S1 wurde mit einer Mixed-Model-Analyse geprüft. Weiterhin wird getestet, ob die Gruppenzugehörigkeit einen Effekt auf die Fehllokalisierung von S1 hat und ob sich Veränderungen aufgrund der Messwiederholungen ergeben. Da die Abfolge der Trials innerhalb eines Blocks aufgrund technischer Beschränkungen pseudorandomisiert ist, d. h. für jeden Probanden und jede Messwiederholung gleich ist (s. Kap. 9.2.3, S. 162), wird zudem überprüft, ob sich die Reihenfolge der Trials (NR) auf die Fehllokalisierung von S1 auswirkt.

Dynamischer Effekt: Saltation

In der Mixed-Model-Analyse zeigt sich wie erwartet ein hochsignifikanter Zusammenhang zwischen SOA S1–S2 und der Lokalisation von S1 ($F = 412.05$, $p > 0.0001^{**}$;

s. Tab. B.25, Anhang B.5.2, S. 294). Je kleiner SOA S1–S2 ist, desto stärker wird S1 in proximale Richtung zu S2 fehllokalisiert (s. Abb. 9.4). Somit zeigt sich auch in dieser Hauptstudie ein Saltationseffekt.

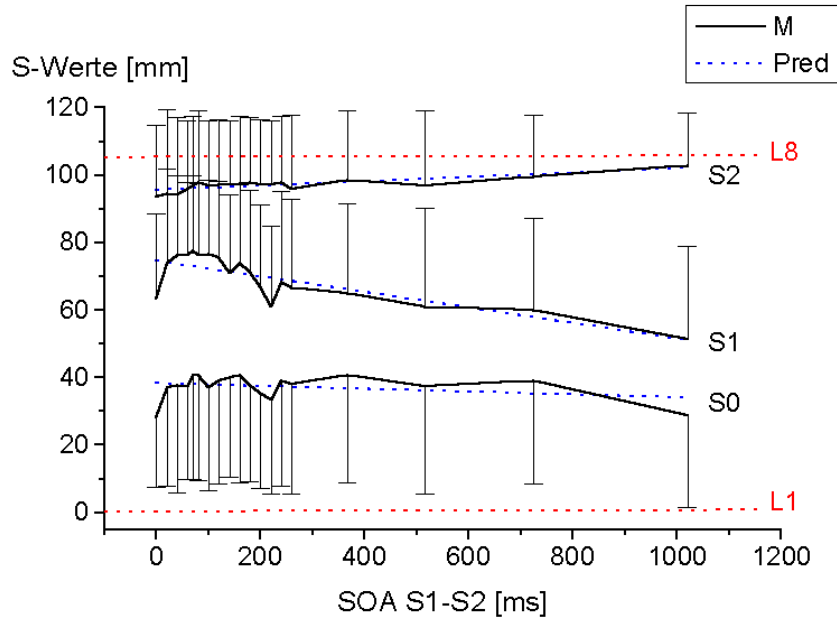


Abbildung 9.4: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“. Dargestellt sind die mittleren Werte (M) der probandenweise errechneten Mittelwerte ($N_{PB} = 6$) für S0, S1 und S2 und ihre Standardabweichungen (schwarz; $n = 33$). Die durch die Regression vorhergesagten Werte (Pred) werden durch die blauen gestrichelten Linien abgebildet. Die roten gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizpositionen von L1 (S0 und S1) und L8 (S2). Die geschätzten S0- und S1-Werte weichen deutlich in proximaler Richtung vom physikalischen Reizort (L1) ab. Die geschätzten S2-Werte weichen im Mittel von ihrem physikalischen Reizort in distaler Richtung ab.

Wie erwartet wird S2 in Abhängigkeit von SOA S1–S2 in distale Richtung zu S1 fehllokalisiert ($F = 72.42$, $p > 0.0001^{**}$; s. Tab. B.26, Anhang B.5.2, S. 294). Die Fehllokalisation von S2 ist allerdings deutlich geringer als die von S1. Eine symmetrische Anziehung von S1 und S2 tritt somit auch in dieser Studie nicht auf (vgl. auch die Ergebnisse in Hauptstudie 1 in Kap. 8.3.3, S. 144).

Die geschätzten Werte von S0 weichen entgegen der Annahme in proximaler Richtung von ihrem physikalischen Reizort L1 ab (s. Abb. 9.4). Im Mittel wird S0 um 37.27 mm ($SD = 28.89$ mm) fehllokalisiert. Wie erwartet wird S1 aber deutlich stärker in proximale Richtung fehllokalisiert als S0 ($\Delta S1$: $M = 69.08$ mm, $SD = 23.54$ mm). Zwischen $\Delta S0$ und $\Delta S1$ besteht ein signifikanter positiver Zusammenhang (Spearman Rangkorrelation; $\rho = 0.7782$, $p < 0.0001^{**}$; s. Tab. B.27, Anhang B.5.2, S. 294). Wie erwartet hängt die Fehllokalisation von S0 aber nicht mit der Variation von

SOA S1–S2 zusammen (Spearman Rangkorrelation; $\rho = -0.0026$, $p = 0.9488$).

Mittelfristiger Effekt: Reihenfolge

Zusätzlich zu SOA S1–S2 hat auch die Reihenfolgeposition (NR) einen signifikanten Effekt auf die Fehllokalisation von S1 (Mixed-Model-Analyse: $F = 20.83$, $p < 0.0001^{**}$; s. Tab. B.25, Anhang B.5.2, S. 294). Auf den Reihenfolgeeffekt sind die Abweichungen von einer monoton fallenden Kennlinie über den Zusammenhang von $\Delta S1$ und SOA S1–S2 zurückzuführen. Diese werden hauptsächlich von Reizen mit niedriger Reihenfolgeposition (NR 1, 2, 3, 4 und 7) verursacht (s. Abb. 9.5). Die Fehllokalisation von S1 nimmt mit zunehmender Reihenfolgeposition zu.

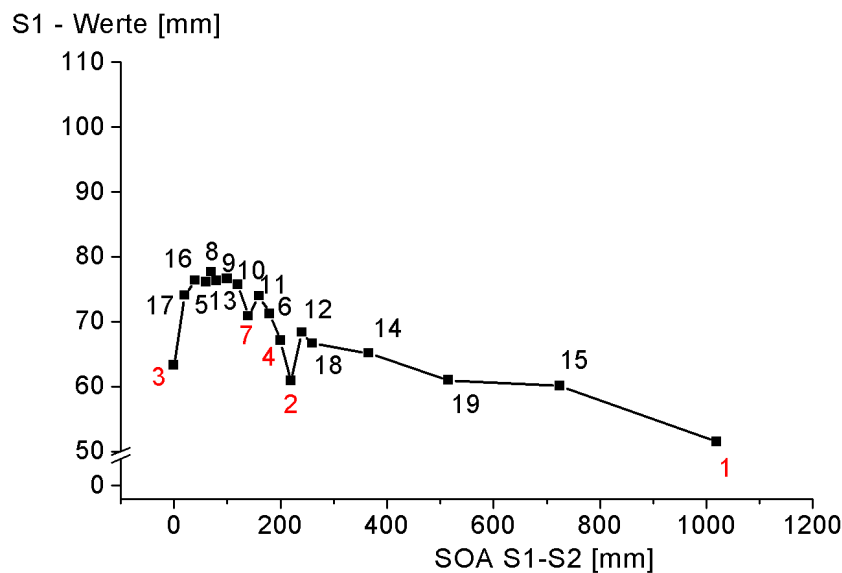


Abbildung 9.5: Mittelfristiger Effekt auf die Lokalisation beim „reduced rabbit“ (NR). Darstellung der mittleren $\Delta S1$ -Werte ($n = 33$, $N_{Pb} = 6$) für jede SOA-Bedingung (Linie). Die Nummern bezeichnen jeweils die Position des Trials (SOA-Bedingung) innerhalb der Reizsequenz (NR) eines Blocks. Die Abweichungen von einer monotonen fallenden Kurve werden hauptsächlich von den Werten mit der Reihenfolgeposition 1, 2, 3, 4 und 7 verursacht.

In einem zweiten Auswertungsschritt soll daher ein Modell_(SOA,NR) getestet werden, mit dem die beiden Effekte voneinander isoliert werden. In dem Modell_(SOA,NR) wird ein monotoner negativer Zusammenhang zwischen $\Delta S1$ und SOA S1–S2 angenommen und ein positiver Zusammenhang zwischen $\Delta S1$ und der Position in der Reihenfolge (NR).

Es soll deshalb das Modell_(SOA,NR)

$$\Delta S1(SOA, NR) = \alpha(SOA) + \beta(NR) + \epsilon$$

angepasst werden, wobei die Nebenbedingungen

$$\alpha(SOA_i) \leq \alpha(SOA_j) \Leftrightarrow SOA_i \geq SOA_j$$

$$\beta(NR_i) \leq \beta(NR_j) \Leftrightarrow NR_i \leq NR_j$$

erfüllt sein sollen, d. h. mit ansteigendem Intervall wird ein abnehmendes $\Delta S1$ und mit späterer Position ein zunehmendes $\Delta S1$ im Modell_(SOA,NR) angenommen.

Abbildung 9.6: Geschätzte Effekte des Intervalls SOA beim „reduced rabbit“ (α): Effekt des Intervalls SOA S1-S2 auf die Größe der Fehllokalisation von S1. Je kürzer SOA S1-S2 ist, desto stärker wird S1 in Richtung zum nachfolgenden Reiz S2 fehllokalisiert.

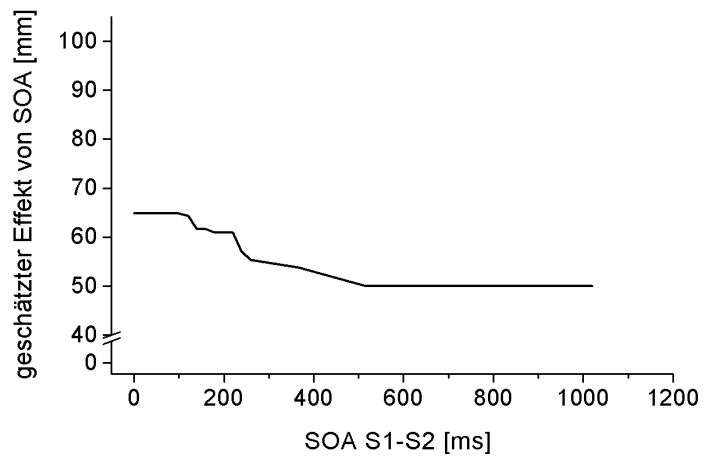
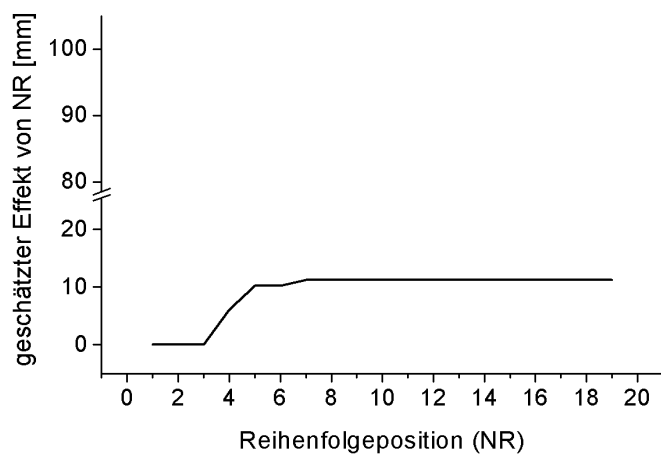


Abbildung 9.7: Geschätzte Effekte der Position in der Reizsequenz (NR) beim „reduced rabbit“ (β): Effekt der Position in der Reizsequenz auf die Größe der Fehllokalisation von S1. Die Fehllokalisation von S1 steigt bei den Reihenfolgepositionen 1–7 deutlich an.



Die Abbildungen 9.6 und 9.7 zeigen die geschätzten Parameter $\alpha(\text{SOA})$ und $\beta(\text{NR})$ für die Intervalle bzw. Positionen. Die Normierung erfolgt durch die Bedingung $\beta(1) = 0$. Die Transformationen $\alpha' = \alpha - c$ und $\beta' = \beta + c$ mit beliebiger Konstante c liefern das gleiche Resultat.

In Abbildung 9.6 wird deutlich, dass der Einfluss von SOA auf die Fehllokalisation von S1 bis zu einem Intervall von ca. 500 ms anhält. Der Einfluss von NR auf die Fehllokalisation von S1 steigt zu Beginn der Reizsequenz deutlich an und verändert sich ab Position 8 nicht mehr (s. Abb. 9.7).

Die durch das Modell_(SOA,NR) vorhergesagten Werte $\widehat{\Delta S1}$ ergeben sich aus folgender Formel:

$$\widehat{\Delta S1} = \alpha(\text{SOA}) + \beta(\text{NR})$$

Ihr Verlauf ist zusammen mit den gemittelten $\Delta S1$ in Abbildung 9.8 dargestellt. Durch das Modell_(SOA,NR) werden die auffälligen Abweichungen von einem monoton abfallenden Zusammenhang zwischen Intervall und Fehllokalisation von S1 gut modelliert. In der Mixed-Model-Analyse mit den Residuen der transformierten Werte $\widehat{\Delta S1}$ zeigt sich kein Effekt mehr auf den Variablen SOA ($F = 0.27$, $p = 0.6025$) und NR ($F = 0.94$, $p = 0.3328$; s. Tab. B.28, Anhang B.5.2, S. 295). Die Modellannahme, dass $\Delta S1$ mit zunehmendem SOA abnimmt und mit zunehmender NR zunimmt, konnte somit bestätigt werden. In den Residuen verbleibt der signifikante Effekt der Variable Block ($F = 94.92$, $p < 0.0001^{**}$).

Längerfristiger Effekt: Block

Die Messwiederholungen (Block) haben auf die Fehllokalisation von S1 ($\Delta S1$) einen signifikanten Effekt (Mixed-Model-Analyse: $F = 90.47$, $p < 0.0001$; s. Tab. B.25, Anhang B.5.2, S. 294). Reiz S1 wird von Block 1 zu 6 zunehmend stärker in proximale Richtung fehllokalisiert (s. Abb. 9.9).

Häufigkeit des Saltationseffekts

Bei 91 % ($N = 181$) der Beobachtungen zeigt sich ein negativer Zusammenhang (Regression über $\Delta S1$ pro Proband und Block: $\beta \geq 0$) zwischen der Größe der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2. Beim überwiegenden Teil der Beobachtungen wird somit das Hauptkriterium zur Feststellung eines Saltationseffekts erfüllt (s. Kriterien zur Quantifizierung des Saltationseffekts in Kap. 5.7.4, S. 109). Das Verhältnis

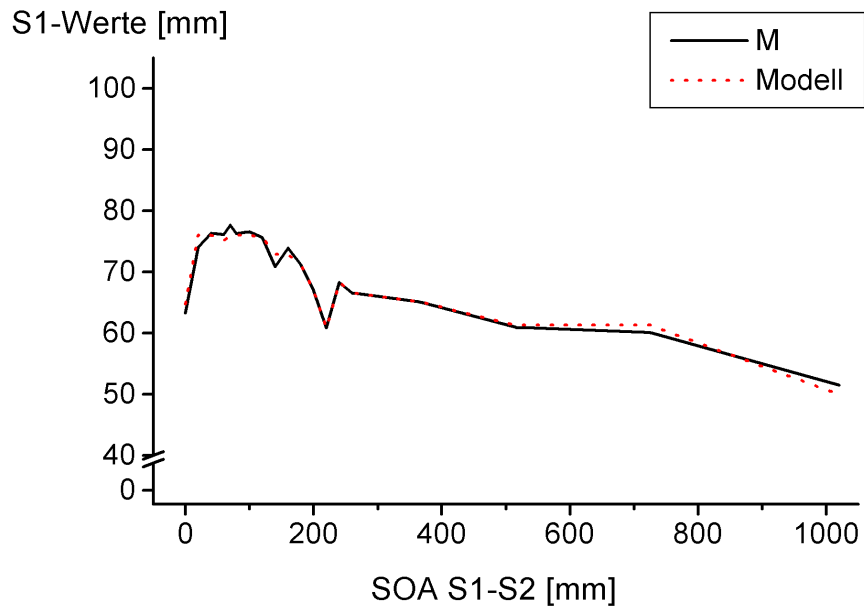
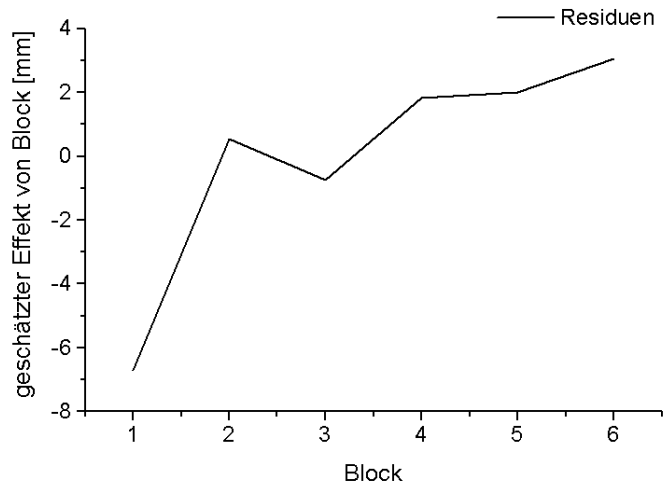


Abbildung 9.8: Vergleich der geschätzten und der tatsächlichen Lokalisationswerte beim „reduced rabbit“. Die durchgezogene Linie (M) markiert die über alle Probanden gemittelten $\Delta S1$ Werte ($n = 33$, $N_{Pb} = 6$). Die gestrichelte Linie (Modell) zeigt die geschätzten Werte $\widehat{\Delta S1}$, die sich aus dem Modell_(SOA,NR) ergeben. Durch das Modell_(SOA,NR) werden die Abweichungen von einem monoton fallenden Zusammenhang gut modelliert.

Abbildung 9.9: Längerfristiger Effekt auf die Lokalisation beim „reduced rabbit“ (Block). Dargestellt sind die gemittelten Residuen ($N = 627$) der Regressionsanalyse der durch Modell_(SOA,NR) transformierten Werte $\widehat{\Delta S1}$ auf SOA S1–S2. In den Residuen verbleibt der Effekt der Variable Block.



positiver zu negativen Steigungsparameter verändert sich über die 6 Blöcke hinweg nicht.

Zwischen den beiden Gruppen besteht kein Unterschied in der Häufigkeit von negativen und positiven Steigungsparametern (Regression). In Gruppe 1 zeigt sich

bei 92 % (N = 83) der Messungen ein Saltationseffekt. Bei Gruppe 2 tritt Saltation bei 91 % (N = 98) der Beobachtungen auf.

Tabelle 9.3: Häufigkeit des Saltationseffekts beim „reduced rabbit“

	Block						
	1	2	3	4	5	6	Gesamt
$\beta \geq 0$	3 (2 %)	2 (1 %)	5 (3 %)	3 (2 %)	1 (1 %)	3 (2 %)	17 (9 %)
$\beta < 0$	30 (15 %)	31 (16 %)	28 (14 %)	30 (15 %)	32 (16 %)	30 (15 %)	181 (91 %)
Gesamt	33 (17 %)	33 (17 %)	33 (17 %)	33 (17 %)	33 (17 %)	33 (17 %)	198 (100 %)

Anmerkungen: Häufigkeit des Saltationseffekts pro Proband (n = 33) und Messwiederholung ($N_{\text{Pb}} = 6$). β : Steigungsparameter der Regression; $\beta \geq 0$: Saltationseffekt ist nicht aufgetreten; $\beta < 0$: Saltationseffekt ist aufgetreten.

Exodus und Koinzidenz

Bei den Saltationskennlinien, die einen negativen Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2 beschreiben (N = 181), tritt wie in Hauptstudie 1 (s. Abschnitt: Exodus und Koinzidenz in Kap. 8.3.3, S. 146) nicht in allen Fällen ein Exodus- und Koinzidenzpunkt auf (s. Kap. 5.7.4, S. 109). Mit Exoduspunkt wird der Schnittpunkt der Kennlinien von S1 und S0 bezeichnet, mit Koinzidenzpunkt der von S1 und S2.

In immerhin 50 % (N = 91) der Fälle kann für die Saltationskennlinien Anfangs- und Endpunkt, d. h. Exodus- und Koinzidenzpunkt, bestimmt werden. Bei 17 % (N = 30) der Beobachtungen tritt ein Exoduspunkt auf, ohne dass im gleichen Durchgang ein Koinzidenzpunkt zu beobachten ist. Umgekehrt ist auch bei 17 % (N = 31) der Kennlinien das Auftreten eines Koinzidenzpunktes zu beobachten, ohne dass gleichzeitig ein Exoduspunkt bestimmt werden kann. Reiz S1 wird in diesen Fällen bei jeder SOA-Bedingung fehllokalisiert. Nur für insgesamt 16 % (N = 29) der Saltationskennlinien kann weder ein Exodus- noch ein Koinzidenzpunkt identifiziert werden, da S1 bei jeder SOA-Bedingung zwischen S0 und S2 fehllokalisiert wird.

Relativer Schätzwert

Bei der Auswertung der relativen Schätzwerte (s. Kap. 5.7.3, S. 108) zeigt sich ein Unterschied zu den absoluten Schätzwerten, der auf die systematische Fehllokalisation von S0 und S2 zurückgeht (s. Tab. B.29, Anhang B.5.2, S. 297). Die Auswertung der Einflussfaktoren auf die Höhe von $S1_{\text{rel}}$ ergibt wie bei den absoluten Werten einen deutlichen Effekt von SOA (Mixed-Model-Analyse: $F = 263.29$, $p < 0.0001^{**}$).

Die Effekte von Block und der Position in der Reizsequenz (NR) treten hingegen bei der Auswertung der relativen Werte nicht auf (Mixed-Model-Analyse: Block $F = 2.11$, $p = 0.1463$; NR $F = 0.75$, $p = 0.3863$).

Aus Abbildung 9.4 (S. 168) geht hervor, dass die Position in der Reizsequenz (NR) auf die Lokalisation von S0 einen ähnlichen Effekt ausübt wie auf S1. Dies geht auch aus der hohen Korrelation der beiden Fehllokalisationswerte hervor (s. Tab. B.27, Anhang B.5.2, S. 294). Auch auf S2 haben NR und die Messwiederholungen (Block) einen ähnlichen Effekt wie auf die Fehllokalisation von S1 (s. Tab. B.26, Anhang B.5.2, S. 294).

Da zur Berechnung von $S1_{rel}$ die Strecke zwischen S0 und S2 auf 100 % gesetzt wird (s. Kap. 5.7.3, S. 108), werden daher die Schwankungen herausgefiltert, die bei diesen Schätzwerten ebenso auftreten (NR und Block).

Gruppenvergleich

Wie aus Abbildung 9.10 zu ersehen ist, wird S1 von Gruppe 2 im Mittel zwar etwas stärker in proximale Richtung fehllokalisiert als von Gruppe 1. In der Mixed-Model-Analyse wird dieser Unterschied aber nicht signifikant ($F = 2.54$, $p = 0.1213$; s. Tab. B.25, Anhang B.5.2, S. 294), da sich die Streubereiche der beiden Kennlinien deutlich überschneiden.

Zeitliches Auflösungsvermögen

Wie in Kapitel 5.7.5 (S. 112) dargestellt, liegt im taktilen System die zeitliche Diskriminationsschwelle bei 5 ms (Cholewiak & Collins, 1991; s. Kap. 2.2.5, S. 26). Bei Reizmuster RR wurde bei 11 % ($N = 396$) der insgesamt 3762 vorgegebenen Trials diese Schwelle erreicht ($ISI = 0$ ms, bei einer Reizdauer von 20 ms entsprechen dem die Bedingungen SOA S1–S2 0 und 20 ms).

Die Schwelle, ab der die Reihenfolge von 2–3 Reizen richtig wahrgenommen und wiedergegeben werden kann, liegt ungefähr bei 20 ms (Hill & Bliss, 1968; s. Kap. 2.2.5, S. 26). Bei Reizmuster RR wurden jeweils 3 Reize vorgegeben, wobei bei 16 % ($N = 594$) der insgesamt 3762 vorgegebenen Trials diese Schwelle unterschritten wird ($ISI \leq 20$ ms entspricht den Bedingungen SOA S1–S2 von 0, 20 und 40 ms).

Fehler bei der wahrgenommenen Anzahl der Reize Obwohl die Probanden jeweils über die tatsächliche Anzahl der Reize eines Trials informiert wurden (s. In-

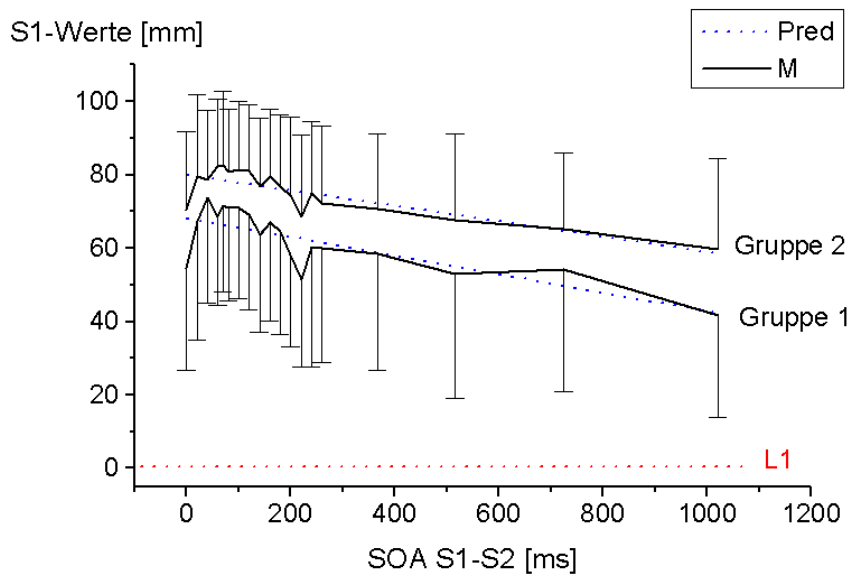


Abbildung 9.10: Gruppenvergleich der Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“. Dargestellt sind die mittleren Werte der probandenweise errechneten Mittelwerte ($N_{PB} = 6$) der $\Delta S1$ -Werte (M, schwarze Linie) für Gruppe 1 ($n = 15$) und Gruppe 2 ($n = 18$). Die durch die Regression vorhergesagten Werte sind blau eingezeichnet (Pred). $\Delta S1$ ist für Gruppe 2 bei allen SOA S1–S2-Bedingungen etwas größer als bei Gruppe 1. Dieser Unterschied ist nicht signifikant.

struktionen in Anhang A.6.6, S. 267), stimmt die wahrgenommene Anzahl der Reize nicht in allen Fällen mit der tatsächlichen überein.

Bei 111 (3 %) von 3762 Beobachtungen nahmen die Probanden einen Reiz weniger wahr. Insgesamt 79 % dieser Fälle treten bei kurzen SOA S1–S2 von 0 bis 40 ms auf. Der Fehleranteil an der Gesamtzahl der Beobachtungen ist sehr gering. Noch seltener trat der Fall auf, dass die Probanden einen zusätzlichen Reiz wahrnahmen ($N = 11$, < 1 %). Dieser Fehler tritt nicht bei bestimmten SOA S1–S2-Bedingungen auf.

Fehler in der wahrgenommenen Reihenfolge Reihenfolgefehler (s. Kap. 5.7.5, S. 112) treten bei Reizmuster RR bei immerhin 295 (8 %) von insgesamt 3762 Beobachtungen auf. Reihenfolgefehler bedeutet, dass die von den Probanden angegebene räumliche Abfolge der geschätzten Reizpositionen nicht der physikalischen Abfolge entspricht.

Eine Zunahme der Fehler über die Messwiederholungen hinweg, evtl. aufgrund von Ermüdungseffekten, fand nicht statt. Allerdings treten die Fehler gehäuft bei einem Drittel der Probanden ($N = 10$) auf. Diese Probanden sind für 248 (84 %) der insgesamt 295 Fehler verantwortlich.

Im Folgenden sind die verschiedenen Fehlerarten entsprechend ihrer Auftretenshäufigkeit aufgelistet:

- S1 – S0 – S2 (3 %)
- S0 – S2 – S1 (3 %)
- S1 – S2 – S0 (1 %)
- S2 – S0 – S1 (< 1 %)
- S2 – S1 – S0 (< 1 %)

Diese Fehlerarten traten bei kurzen und langen Zeitintervallen auf. Die Fälle, in denen S1 außerhalb der Strecke zwischen S0 und S2 lokalisiert wurde (S1 – S0 – S2 und S0 – S2 – S1), sind darauf zurückzuführen, dass die Strecke zwischen S0 und S2 unterschätzt und nicht die Strecke zwischen S1 und S2 überschätzt wurde. Daher ist es unwahrscheinlich, dass segregative Prozesse wirksam wurden (s. Kap. 5.7.5, S. 112).

Die Anzahl der Fehler ist gering. Der gegenüber Hauptstudie 1 etwas höhere Fehleranteil (Fehler Anzahl: 1 % und Fehler Reihenfolge: 2 %; s. Kap. 8.3.4, S. 146) kann auf die höhere Anzahl der Beobachtungen zurückzuführen sein. Außerdem wurden in Hauptstudie 1 die Trials jeweils 10-mal vorgegeben, bevor die Probanden ihre Schätzungen vornahmen. In Hauptstudie 2 hingegen wurden die Einschätzungen nach einer einmaligen Präsentation der Trials vorgenommen. Dies könnte ebenfalls die Fehlerwahrscheinlichkeit erhöht haben.

9.3.3 Spatiotemporale Effekte: „utterly reduced rabbit“

Der Einfluss von SOA S1–S2 auf die Fehllokalisation von S1 wird mit einer Mixed-Model-Analyse überprüft. Weiterhin wird getestet, ob sich zwischen den beiden Gruppen Unterschiede bei der Fehllokalisation von S1 ergeben und ob sich die Fehllokalisation im Verlauf der Messwiederholungen (Block) verändert. Als weitere unabhängige Variable geht die Position der Trials in der Reizsequenz (NR) in die Testung ein. Da die Abfolge der Trials mit unterschiedlichen SOA S1–S2 innerhalb eines Blocks immer gleich war (s. Kap. 9.2.3, S. 162) können Einflüsse dieser Reihenfolge auf die Fehllokalisation von S1 nicht ausgeschlossen werden.

Dynamischer Effekt: Saltation

In der Mixed-Model-Analyse zeigt sich wie erwartet ein hochsignifikanter Zusammenhang zwischen $\Delta S1$ und SOA S1–S2 ($F = 232.04$, $p < 0.0001^{**}$; s. Tab. B.31, Anhang B.5.3, S. 297). S1 wird umso stärker fehllokalisiert, je kürzer SOA S1–S2 ist. Der Saltationseffekt konnte folglich auch mit Reizmuster URR repliziert werden.

Auch S2 wird wie erwartet in Abhängigkeit von SOA S1–S2 in distale Richtung fehllokalisiert ($F = 66.06$, $p < 0.0001^{**}$; s. Tab. B.32, Anhang B.5.3, S. 297). Allerdings besteht ebenso wie bei Reizmuster RR (s. Abschnitt: Dynamischer Effekt in Kap. 9.3.2, S. 167) keine symmetrische Anziehung zwischen den beiden Reizen S1 und S2. Vielmehr wird S1 auch bei Reizmuster URR deutlich stärker fehllokalisiert als S2 (s. Abb. 9.11).

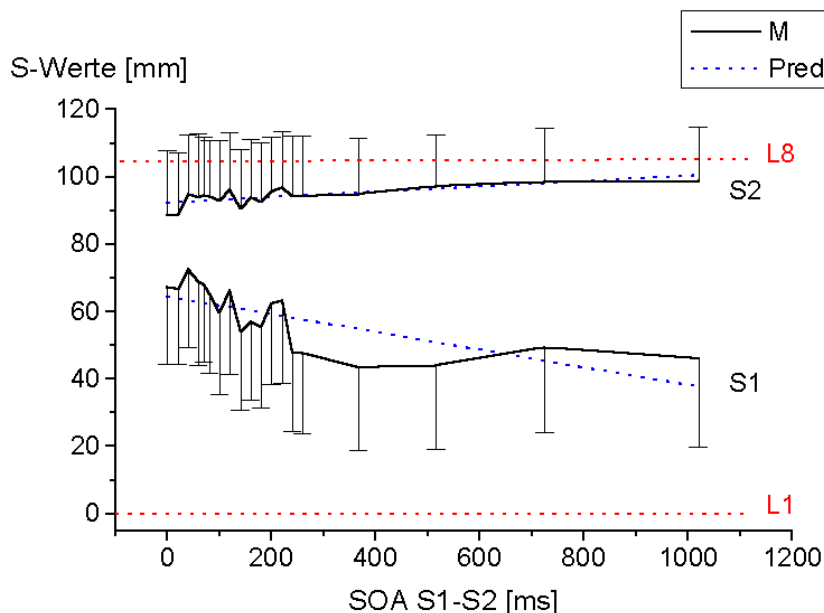


Abbildung 9.11: Lokalisation der Reize beim „utterly reduced rabbit“. Dargestellt sind die mittleren Werte (M) der probandenweise errechneten Mittelwerte für S1 und S2 ($n = 33$, $N_{PB} = 6$; schwarze Linie). Blau eingezeichnet sind die durch die Regression vorhergesagten Werte (Pred). Die roten gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizpositionen von Stimulus S1 bei Reizgeber L1 und von S2 bei L8. Die geschätzten S1-Werte weichen deutlich in proximaler Richtung von ihrem physikalischen Reizort (L1) ab.

Mittelfristiger Effekt: Reihenfolge

Die Höhe der Fehllokalisation von S1 ($\Delta S1$) wird ebenso wie bei Reizmuster RR durch die Position der Reize in der Reizsequenz (NR) beeinflusst (Mixed-Model-

Analyse: $F = 158.31$, $p < 0.0001^{**}$; s. Tab. B.31, Anhang B.5.3, S. 297).

Von der monoton fallenden Kurve des Zusammenhangs zwischen S1 und SOA S1–S2 weichen Reize mit einer niedrigen (1, 2) und einer hohen Reihenfolgeposition (15, 17, 18, 19) ab (s. Abb. 9.12). Mit zunehmender Reihenfolgeposition ist eine zunehmende Fehllokalisation von S1 zu beobachten. Im Unterschied zu Reizmuster RR, bei dem ein Einfluss der Reizsequenz auf die Lokalisation von S1 hauptsächlich von niedrigen Positionen (1, 2, 3, 4, 7) ausgeht, ist bei Reizmuster URR auch ein Einfluss von hohen Reihenfolgepositionen (15, 17, 18, 19) zu beobachten.

Dieser Unterschied ist vermutlich auf die unterschiedliche Abfolge der Trials innerhalb eines Blocks bei den beiden Reizmustern (RR und URR) zurückzuführen (s. Abfolge der Reizsequenzen in Kap. 9.2.3, S. 162).

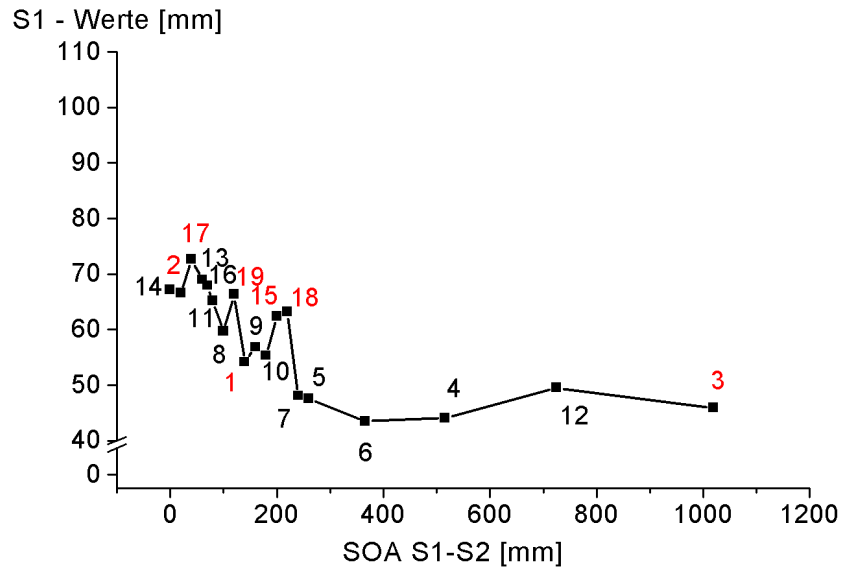


Abbildung 9.12: Mittelfristiger Effekt auf die Lokalisation beim „utterly reduced rabbit“ (NR). Darstellung der über alle Probanden gemittelten $\Delta S1$ -Werte ($n = 33$) für jede SOA S1–S2-Bedingung (Linie). Die Nummern bezeichnen die Position des Trials innerhalb der Reizsequenz (NR) eines Blocks. Die Abweichungen von einer monoton fallenden Kurve werden hauptsächlich von den Werten mit den Reihenfolgepositionen 1, 2, 15, 17, 18 und 19 verursacht.

Mit Hilfe des Modells $_{(SOA,NR)}$ wird im nächsten Auswertungsschritt versucht die beiden unterschiedlichen Einflusskomponenten (SOA, NR) zu trennen. In diesem Modell wird ein monotoner negativer Zusammenhang zwischen $\Delta S1$ und SOA S1–S2 angenommen und ein positiver Zusammenhang zwischen $\Delta S1$ und NR.

$$\Delta S1(SOA,NR) = \alpha(SOA) + \beta(NR) + \epsilon$$

Folgende Nebenbedingungen werden angenommen:

$$\alpha(\text{SOA}_i) \leq \alpha(\text{SOA}_j) \Leftrightarrow \text{SOA}_i \geq \text{SOA}_j$$

$$\beta(\text{NR}_i) \leq \beta(\text{NR}_j) \Leftrightarrow \text{NR}_i \leq \text{NR}_j$$

Mit ansteigendem SOA wird ein abnehmendes $\Delta S1$ und mit späterer Position ein zunehmendes $\Delta S1$ angenommen. Normierung und Transformation werden äquivalent zu der Auswertung bei Reizmuster RR vorgenommen (vgl. Abschnitt 9.3.2, S. 167).

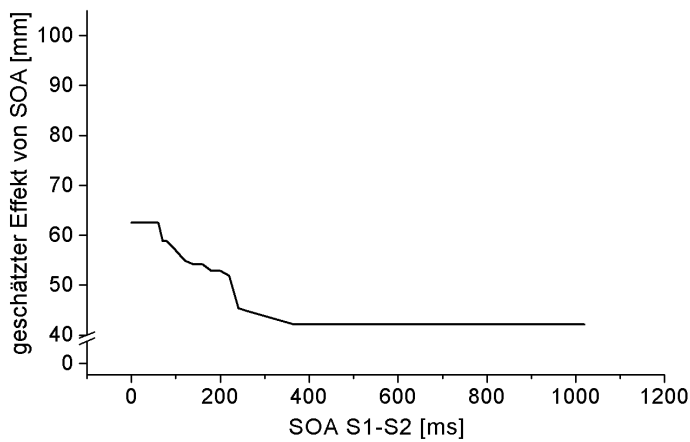


Abbildung 9.13: Geschätzte Effekte des Intervalls SOA beim „utterly reduced rabbit“ (α): Effekt des Intervalls SOA S1–S2 auf die Größe der Fehllokalisation von S1. Je kürzer SOA S1–S2 ist, desto stärker wird S1 in Richtung zum nachfolgenden Reiz S2 fehllokalisiert.

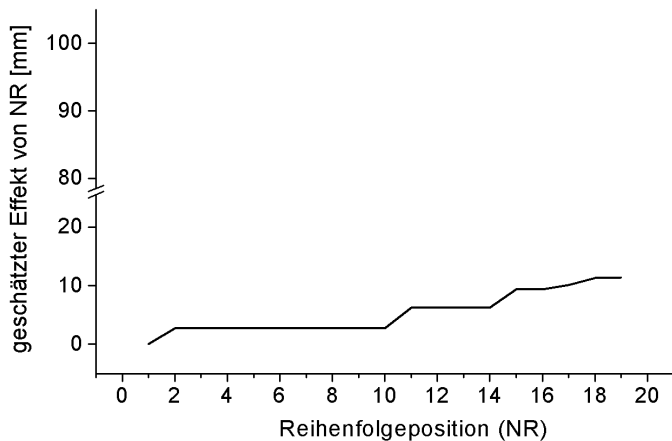


Abbildung 9.14: Geschätzte Effekte der Position in der Reizsequenz (NR) beim „utterly reduced rabbit“ (β): Effekt der Position in der Reizsequenz auf die Größe der Fehllokalisation von S1. Die Fehllokalisation von S1 steigt bei den Reihenfolgepositionen 1–3 und 15–19 deutlich an.

Aus Abbildung 9.13 geht hervor, dass ein Einfluss von SOA S1–S2 auf die Fehllokalisation von S1 bis zu einer Länge von ca. 350 ms angenommen werden kann. Die

Reihenfolgeposition übt einen Einfluss am Beginn und am Ende der Reizsequenz aus (s. Abb. 9.14).

Die durch das Modell_(SOA,NR) vorhergesagten Werte $\widehat{\Delta S1}$ ergeben sich aus

$$\widehat{\Delta S1}(SOA, NR) = \alpha(SOA) + \beta(NR)$$

Ihr Verlauf ist zusammen mit den gemittelten $\Delta S1$ -Werten in Abbildung 9.15 dargestellt. Wie bei Reizmuster RR (s. Kap. 9.3.2, S. 167) werden die auffälligen Abweichungen von einer monoton fallenden Kurve auch bei Reizmuster URR durch das Modell_(SOA,NR) gut modelliert. Die Mixed-Model-Analyse der Residuen der transformierten Werte $\widehat{\Delta S1}$ ergibt keine Effekte mehr auf den Variablen SOA ($F = 0.35$, $p = 0.5517$) und NR ($F = 0.01$, $p = 0.9070$; s. Tab. B.33, Anhang B.5.3, S. 298). Die Varianz bei Variable $\Delta S1$ wird durch die Variation von SOA S1–S2 und NR verursacht. In den transformierten Werten verbleibt der Effekt der Variable Block ($F = 360.45$, $p = 0.0001^{**}$).

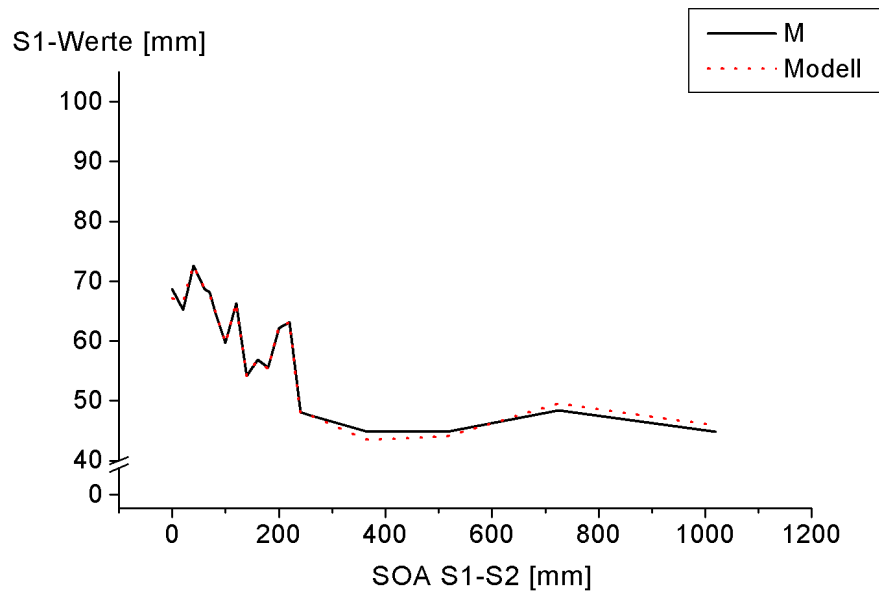


Abbildung 9.15: Vergleich der geschätzten und der tatsächlichen Lokalisationswerte beim „reduced rabbit“. Die durchgezogene Linie markiert die gemittelten $\Delta S1$ -Werte (M; $N = 33$). Die gestrichelte Linie zeigt die geschätzten Werte $\widehat{\Delta S1}$, die sich aus dem Modell_(SOA,NR) ergeben. Durch das Modell werden die Abweichungen von einem monoton fallenden Zusammenhang gut abgebildet.

Längerfristiger Effekt: Block

Wie schon bei der Punktlokalisierung einzelner Reize (s. Kap. 9.3.1, S. 165) und bei Reizmuster RR (s. Kap. 9.3.2, S. 167) zeigt sich auch bei Reizmuster URR

ein positiver Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S1 und der Variable Block (Mixed-Model-Analyse: $F = 337.30$, $p < 0.0001^{**}$; s. Tab. B.31, Anhang B.5.3, S. 297). Insbesondere von Block 1 zu 3 nimmt die Fehllokalisation von S1 zu (s. Abb. 9.16), wobei der Reihenfolgeeffekt (NR) innerhalb eines Blocks erhalten bleibt (s. Abb. B.16, Anhang B.5.3, S. 298).

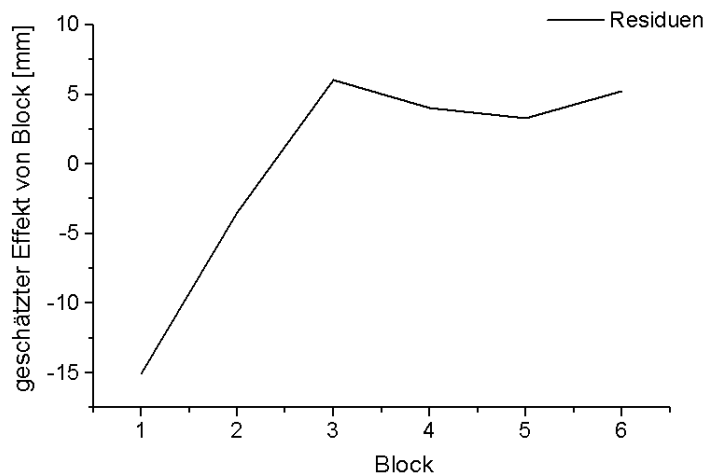


Abbildung 9.16: Längerfristiger Effekt auf die Lokalisation beim „utterly reduced rabbit“. Dargestellt sind die gemittelten Residuen ($N = 627$) der Regressionsanalyse der durch $\text{Modell}_{(\text{SOA}, \text{NR})}$ transformierten Werte $\widehat{\Delta S1}$ auf SOA S1–S2. In den Residuen verbleibt der Effekt der Variable Block.

Häufigkeit des Saltationseffekts

Bei 94 % ($N = 187$) der Beobachtungen zeigt sich ein Saltationseffekt. Zwischen der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2 besteht ein negativer Zusammenhang ($\beta < 0$). Das Hauptkriterium zur Bestimmung eines Saltationseffekts (s. Kap. 5.7.4, S. 109) ist wie bei Reizmuster RR (s. Abschnitt: Häufigkeit des Saltationseffekts in Kap. 9.3.2, S. 171) in dieser Studie beim größten Teil der Messungen erfüllt. Zwischen den Gruppen besteht kein wesentlicher Unterschied in der Häufigkeit negativer Steigungsparameter der Regression. In Gruppe 1 tritt bei 91 % ($N = 82$) der Beobachtungen ein negativer Zusammenhang zwischen $\Delta S1$ und SOA S1–S2 auf, bei Gruppe 2 sind es 97 % ($N = 105$).

Koinzidenz

Bei den Saltationskennlinien, die einen negativen Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S1 und SOA S1–S2 beschreiben, kann wie bei Reizmuster RR in dieser Studie (s. Abschnitt: Exodus und Koinzidenz in Kap. 9.3.2, S. 173) nicht

Tabelle 9.4: Häufigkeit des Saltationseffekts beim „utterly reduced rabbit“

	Block						
	1	2	3	4	5	6	Gesamt
$\beta \geq 0$	1 (1 %)	4 (2 %)	2 (1 %)	3 (2 %)	0 (0 %)	1 (1 %)	11 (6 %)
$\beta < 0$	32 (16 %)	29 (15 %)	31 (16 %)	30 (15 %)	33 (17 %)	32 (16 %)	187 (94 %)
Gesamt	33 (17 %)	33 (17 %)	33 (17 %)	33 (17 %)	33 (17 %)	33 (17 %)	198 (100 %)

Anmerkungen: Häufigkeit des Saltationseffekts pro Proband ($n=33$) und Messwiederholung ($n=6$). β : Steigungsparameter der Regression; $\beta \geq 0$: Saltationseffekt ist nicht aufgetreten; $\beta < 0$: Saltationseffekt ist aufgetreten.

in allen Fällen ein Koinzidenzpunkt beobachtet werden. Der Koinzidenzpunkt bezeichnet den Schnittpunkt der Kennlinie von S1 mit der von S2 (s. Kap. 5.7.4, S. 109). Ein Exoduspunkt kann bei Reizmuster URR nicht bestimmt werden, da kein Ankündigungsreiz (S0) vorgegeben wird.

Ein Koinzidenzpunkt tritt bei immerhin 67 % ($N=125$) der Saltationskennlinien mit negativem Zusammenhang zwischen S1 und SOA S1–S2 auf ($N=187$). Dies entspricht der Häufigkeit (67 %) mit der Koinzidenz bei Reizmuster RR in der vorliegenden Studie zu beobachten war.

Gruppenvergleich

Obwohl S1 von Gruppe 2 im Vergleich zu Gruppe 1 stärker in proximale Richtung fehllokalisiert wird (s. Abb. 9.17), ergibt die Mixed-Model-Analyse keinen Effekt für den Faktor Gruppe ($F=3.10$, $p=0.0880$; s. Tab. B.31, Anhang B.5.3, S. 297). Die Kennlinien der beiden Gruppen liegen jeweils im Streubereich der anderen Gruppe.

Zeitliches Auflösungsvermögen

Die zeitliche Diskriminationsschwelle von 5 ms bei taktiler Stimulation (Cholewiak & Collins, 1991; s. Kap. 2.2.5, S. 26) wird bei Reizmuster URR bei 11 % der vorgegebenen Trials unterschritten ($ISI=0$ ms entspricht $SOA\ S1-S2 \leq 20$ ms bei einer Reizdauer von 20 ms).

Die Schwelle, ab der die Reihenfolge von 2–3 Reizen richtig wahrgenommen und wiedergegeben werden kann, die ungefähr bei 20 ms liegt (vgl. Hill & Bliss, 1968; s. Kap. 2.2.5, S. 26), wird bei 16 % der vorgegebenen Reizmuster unterschritten ($ISI \leq 20$ ms entspricht $SOA\ S1-S2 \leq 40$ ms).

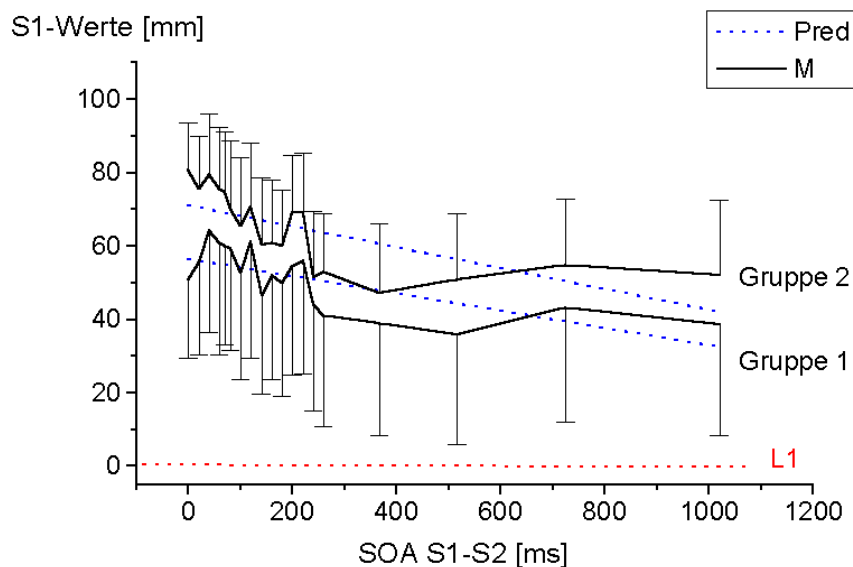


Abbildung 9.17: Gruppenvergleich der Lokalisation beim „utterly reduced rabbit“. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen der probandenweise gemittelten $\Delta S1$ -Werte (M; schwarze Linien) für Gruppe 1 ($n = 15$, $N_{PB} = 6$) und Gruppe 2 ($n = 18$, $N_{PB} = 6$). Die durch die Regression vorhergesagten Werte sind blau eingezeichnet (Pred). $\Delta S1$ ist für Gruppe 2 bei allen Bedingungen SOA S1–S2 etwas größer als bei Gruppe 1. Der Unterschied ist nicht signifikant.

Fehler bei der wahrgenommenen Anzahl der Reize Eine Fehleinschätzung der Reizanzahl trat auf, obwohl die Probanden jeweils über die tatsächliche Anzahl informiert wurden (s. Instruktionen in Anhang A.6.6, S. 267).

Die Reizanzahl wird bei 113 von insgesamt 3762 Beobachtungen (3 %) um einen Reiz unterschätzt. Dieser Fehler tritt bei 98 (88 %) der Fälle bei kurzen SOA S1–S2 ≤ 40 ms auf. Der Fehleranteil entspricht dem bei Reizmuster RR (vgl. Abschnitt: Zeitliches Auflösungsvermögen in Kap. 9.3.2, S. 174). Offensichtlich können die beiden zeitlich assoziierten Reize bei sehr kurzem Zeitintervall zu einem Perzept integriert werden, wie dies auch beim Békésy-Effekt, der bei sehr kurzen Zeitintervallen auftritt, der Fall ist (s. Kap. 3.4.1, S. 61).

Die Reizanzahl wird bei 45 (1 %) der insgesamt 3762 Beobachtungen um einen Reiz überschätzt. Dieser Fehler tritt nicht gehäuft bei bestimmten SOA S1–S2-Bedingungen auf.

Fehler in der wahrgenommenen Reihenfolge Ein Reihenfolgefehler (s. Kap. 5.7.5, S. 112) trat bei Reizmuster URR bei 128 (3 %) von insgesamt 3762 Beobachtungen auf. Reihenfolgefehler bedeutet, dass die von den Probanden angegebene räumliche

Abfolge der geschätzten Reizpositionen nicht der physikalischen Abfolge entsprach (S1 und S2 werden vertauscht).

Eine Zunahme der Fehler über die Messwiederholungen hinweg, evtl. aufgrund von Ermüdungseffekten, fand nicht statt. Allerdings gibt es wie bei Reizmuster RR einen leichten Probandeneffekt. Ungefähr ein Viertel ($N = 6$) der Probanden ist für 96 (75 %) der insgesamt 128 Fehler verantwortlich. Die Probanden gehören zu den 10 Probanden, bei denen auch bei Reizmuster RR besonders häufig Reihenfolgefehler zu beobachten sind (vgl. Abschnitt: Zeitliches Auflösungsvermögen in Kap. 9.3.2, S. 174). Wie bei Reizmuster RR tritt auch bei Reizmuster URR der Reihenfolgefehler unabhängig von den SOA-Bedingungen auf. Da allerdings die geschätzten Reizpositionen im überwiegenden Teil der Messungen innerhalb der physikalischen Reizstrecke liegen bzw. die Strecke zwischen den geschätzten Positionen von S1 und S2 kleiner ist als die zwischen den physikalischen Positionen ($D_{[\text{subj.}]} \leq D_{[\text{phys.}]}$), kann auch an dieser Stelle vom Auftreten segregativer Verarbeitung nicht ausgegangen werden (s. Kap. 5.7.4, S. 109).

Die Ursache der Reihenfolgefehler, die gehäuft bei wenigen Probanden auftreten, ist unklar. Möglich sind Schwankungen der Konzentration und/oder der Motivation der Probanden oder auch ein schlechteres räumliches Gedächtnis.

9.3.4 Vergleich der beiden Saltationsformen

Entsprechend der Annahme findet sich ein signifikanter Unterschied bei der Fehllokalisation von S1 zwischen den Reizmustern URR und RR (Mixed-Model-Analyse: $F = 256.83$, $p < 0.0001^{**}$; s. Tab. B.34, Anhang B.5.4, S. 299).

Aus Abbildung 9.18 geht hervor, dass S1 bei Reizmuster RR im Mittel etwas stärker in proximale Richtung fehllokalisiert wird als bei Reizmuster URR. Dieser Unterschied ist jedoch als gering zu bewerten, da die beiden Kennlinien jeweils im Streubereich der anderen Kennlinie liegen.

Deutliche Unterschiede ergeben sich bezüglich des Verlaufs der beiden Kennlinien. Dies lässt sich hauptsächlich mit dem Reihenfolgeeffekt erklären (s. Abb. 9.18). Bei den Reizmustern URR und RR ist die Reizsequenz (NR) jeweils unterschiedlich (s. Kap. 9.2.3, S. 162). Bei Reizmuster RR kann ein zunehmender Einfluss der Positionsnummer (NR) nur bis zum siebten Trial beobachtet werden. Zwischen dem dritten und vierten Trial kommt es zu einem sprunghaften Anstieg des Einflusses von NR auf die Höhe der Fehllokalisation von S1. Bei Reizmuster URR zeigt sich hingegen bei niedrigen Positionen (1, 2) und bei höheren Trialnummern (14–18) ein

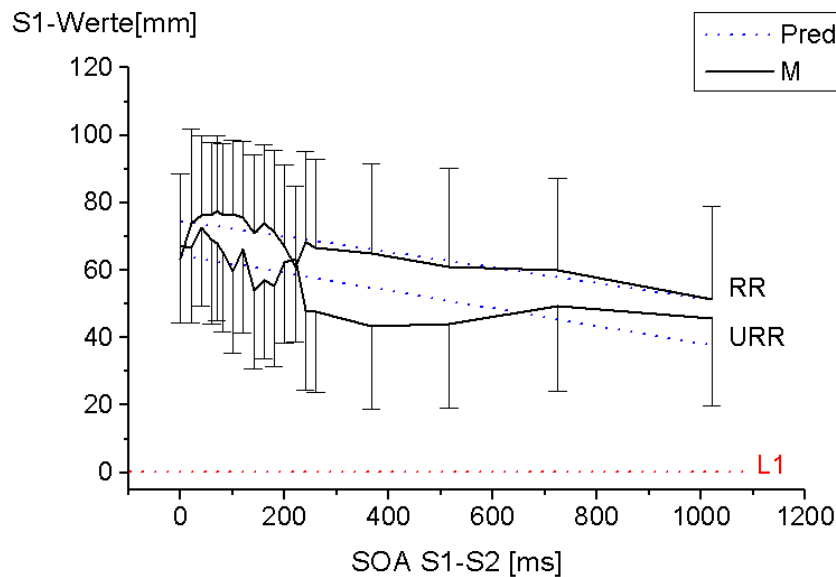


Abbildung 9.18: Vergleich der Saltationskennlinien beim „reduced“ und „utterly reduced rabbit“. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen der probandenweise gemittelten $\Delta S1$ -Werte (M; $n = 33$, $N_{Pb} = 6$) des „utterly reduced rabbit“ und des „reduced rabbit“ (schwarze Linien). Die durch die Regressionen vorhergesagten Werte sind blau eingezeichnet (Pred). Die beiden Gruppen unterscheiden sich leicht in der Höhe der Fehllokalisation und im Verlauf der Kennlinien von $\Delta S1$. Dieser Unterschied ist nicht signifikant.

zunehmender Einfluss von NR auf die Höhe der Fehllokalisation von S1.

Bezüglich des Einflusses von SOA auf die Fehllokalisation zeigen sich ebenfalls Unterschiede zwischen den beiden Reizmustern. Bei Reizmuster RR hat SOA S1–S2 einen Einfluss auf die Fehllokalisation von S1 bis zu einem Intervall von 500 ms. Bei Reizmuster URR besteht dieser Einfluss nur bis zu einem Intervall von 350 ms. Die Unterschiede bezüglich der Höhe und dem Verlauf der Kennlinien werden besonders deutlich beim Vergleich der durch das Modell_(SOA,NR) geschätzten Effekte für SOA und NR (s. Abb. 9.19 und Abb. 9.20).

9.4 Diskussion

9.4.1 Spatiale Effekte

In der vorliegenden Studie wurde die räumliche Repräsentation von einzelnen Reizen auf der Körperoberfläche (Unterarm) mit einem Punktlokalisationsverfahren untersucht, bei dem die Probanden auf den wahrgenommenen Reizort deuten. Der

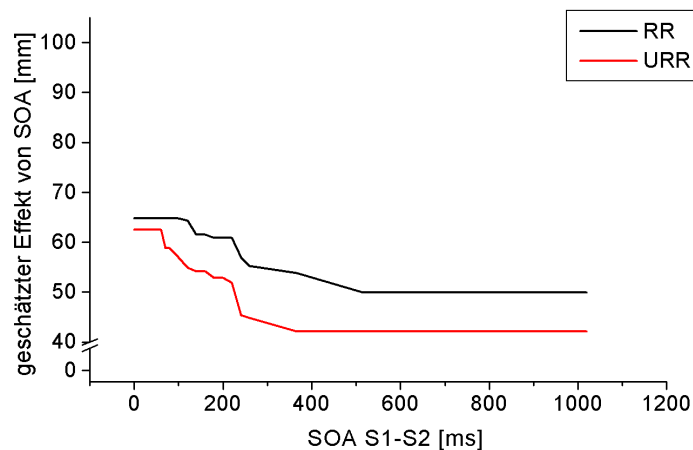


Abbildung 9.19: Vergleich der geschätzten Effekte von Intervall (SOA) beim „reduced“ und „utterly reduced rabbit“ (α). Effekt des Intervalls SOA S1–S2 auf die Größe der Fehllokalisierung von S1 bei Reizmuster URR („utterly reduced rabbit“) und RR („reduced rabbit“).

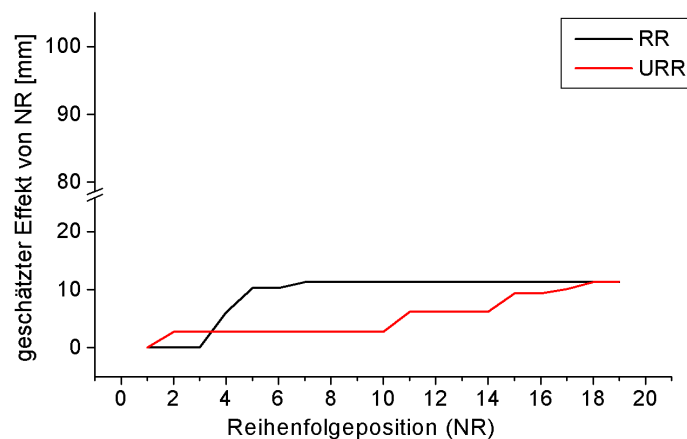


Abbildung 9.20: Vergleich der geschätzten Effekte der Position in der Reizsequenz (NR) beim „reduced“ und „utterly reduced rabbit“ (β). Effekt der Position in der Reizsequenz (NR) auf die Größe der Fehllokalisierung von S1 bei Reizmuster URR („utterly reduced rabbit“) und RR („reduced rabbit“).

Begriff Lokalisationsfehler bezeichnet, den Betrag der Distanz zwischen geschätzter und physikalischer Reizposition (s. Kap. 5.7.3, S. 108). Information über die Richtung der Abweichungen ist in diesem Wert nicht enthalten. Er ist daher vergleichbar mit den Werten von Hamburger (1980), der ebenfalls die räumliche Schwelle mit einem Punktllokalisationsverfahren untersuchte und als Fehler den Betrag der Distanz zwischen geschätztem und physikalischem Reizort angab (s. Kap. 2.2.3, S. 22).

Da in der vorliegenden Arbeit allerdings die wahrgenommene räumliche Anordnung der Reize im Verhältnis zur physikalischen Anordnung im Vordergrund steht, im Sinne einer Kartierung der Körperoberfläche, ist auch die Richtung der Abweichung wichtig. Diese Information ist in den Werten enthalten, die unter dem Begriff Fehllokalisation berichtet werden. In diesen Wert gehen Abweichungen in distale Richtung als negative Werte und Abweichungen in proximale als positive Werte ein.

Lokalisationsfehler Die in der vorliegenden Studie mit einzelnen Reizen (SS) auf dem Unterarm erhobenen Lokalisationsfehler¹ liegen im Mittel zwischen 12.94 und 29.84 mm (SD = 12.80–19.04 mm). Diese Werte sind vergleichbar mit denen, die Hamburger (1980) für den Unterarm berichtet (M = 10.4–18.1 mm; vgl. auch Kap. 2.2.3, S. 22).

Der Lokalisationsfehler variiert in Abhängigkeit vom Reizort. An Reizpositionen in der Mitte des Unterarms (L1) finden sich die höchsten Fehler, wohingegen bei Positionen nahe am Ellenbogengelenk (L8) die niedrigsten Fehler zu verzeichnen sind (s. Abschnitt: Einfluss des Reizortes in Kap. 9.3.1, S. 166). In den vorliegenden Daten ist demnach ein deutlicher Einfluss des Ellenbogengelenks zu beobachten. Dies bestätigt die Annahme über den positiven Einfluss anatomischer Markierungspunkte auf den Lokalisationsfehler (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 6).

Aus den Daten lässt sich weiterhin schließen, dass die beiden Gelenke des Unterarms unterschiedlich große Einflussbereiche haben. Der Einflussbereich des Ellenbogengelenks schließt etwa 60 % des Unterarms ein, er reicht im Mittel über eine Distanz von 14 cm hinweg (s. Abb. 9.3, S. 167). Der Lokalisationsfehler nimmt von diesem Punkt ausgehend in Richtung zum Ellenbogengelenk kontinuierlich ab. Der Einflussbereich des Handgelenks hingegen ist im Mittel schon nach 8 cm bei der Position des ersten distalen Reizgebers (L1) nicht mehr wirksam. Bei dieser Position, die ungefähr bei 34 % der Gesamtstrecke zwischen Hand- und Ellenbogengelenk liegt, tritt der höchste Lokalisationsfehler in der vorliegenden Studie auf. Da aus Hauptstudie 1 bekannt ist, dass der Lokalisationsfehler mit zunehmender Nähe zum Handgelenk ab einer Distanz von ca. 5 cm (20 % der Strecke zwischen Hand- und Ellenbogengelenk) wieder abnimmt (s. Abb. 8.3, Kap. 8.3.2, S. 143), kann davon

¹Die Angaben zum Lokalisationsfehler im vorliegenden Paragraphen beziehen sich nur auf die in Block 1 erhobenen Werte. Die Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche veränderte sich deutlich im Verlauf repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern (vgl. nachfolgenden Paragraphen). Nur die in Block 1 erhobenen Werte sind von diesem Effekt noch unbeeinflusst.

ausgegangen werden, dass ein Einfluss des Handgelenks durchaus besteht, aber der Einflussbereich zumindest auf dem Unterarm deutlich kleiner ist als der des Ellenbogens.

Fehllokalisation Die distal auf dem Unterarm gelegenen Reize werden im Mittel in proximale Richtung fehllokalisiert. Die Fehllokalisation nimmt von distal nach proximal signifikant ab (s. Abb. 9.3, S. 167). Die subjektive Reizstrecke, auf der die Reizpositionen im taktilen Wahrnehmungsraum verteilt sind, ist gegenüber der physikalischen Reizstrecke komprimiert ($D_{[\text{phys.}]} = 105 \text{ mm} \rightarrow D_{[\text{subj.}]} = 75 \text{ mm}$). Diese Richtungspräferenz der Fehllokalisationen wurde bei allen Reizorten beobachtet, außer bei der Position L8, die ungefähr bei 80 % der Gesamtstrecke zwischen Hand- und Ellenbogengelenk liegt (s. Tab. B.22, Anhang B.5.1, S. 293).

Effekt der Messwiederholungen Die Fehllokalisation der Reize nimmt über die 6 Messwiederholungsblöcke hinweg zu (s. Abschnitt: Längerfristiger Effekt: Block in Kap. 9.3.1, S. 165). Liegt der höchste mittlere Fehllokalisationswert (ΔS) bei der ersten Untersuchung (Block 1) noch bei 25.76 mm (SD = 24.47 mm; Reizposition L1), liegt er bei der letzten Untersuchung (Block 6) bei 52.00 mm (SD = 25.63 mm; Reizposition L1). Da in der vorliegenden Studie einzelne Reize abwechselnd mit spatiotemporalen Reizmustern („utterly reduced“ und „reduced rabbit“) vorgegeben wurden, liegt die Vermutung nahe, dass die Veränderung bei der Lokalisation einzelner Reize mit den Veränderungen bei der Lokalisation der Reize spatiotemporaler Reizmuster zusammenhängt. Repetitive Vorgabe spatiotemporaler Reizmuster führt zu einer Veränderung der wahrgenommenen Anordnung von Reizen auf dem Unterarm, die wahrgenommene Reizstrecke wird zunehmend komprimiert ($D_{[\text{phys.}]} = 105 \text{ mm} \rightarrow D_{[\text{subj.}]} = 53 \text{ mm}$). Diese Veränderung wirkt sich wie vermutet auf die Repräsentation einzelner Reize auf der Reizstrecke aus (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 12).

Einfluss der Applikationsform Ein Einfluss der Applikationsform trat entsprechend der Annahme nicht auf (s. Kap 9.1.1, S. 158). Die Leistungen der beiden Gruppen unterschieden sich nicht, obwohl Gruppe 1 die Reize auf die ventrale Seite des Unterarms erhielt, die Angaben zum Reizort aber auf der dorsalen Seite vornahm, während bei Gruppe 2 die Applikation der Reize und die Angabe der Reizorte auf der dorsalen Seite erfolgte (s. experimentelle Anordnung bei den Gruppen in

Abb. 9.1, S. 163). Die Einschätzung der Reizpositionen unterlag daher bei Gruppe 1 einer besonderen Schwierigkeit, da die Probanden die subjektiv wahrgenommene Reizposition von der ventralen auf die dorsale Unterarmseite projizieren mussten.

Trotzdem wurde ein Unterschied nicht angenommen, da zum einen die Ergebnisse von Hauptstudie 1 (vgl. Kap. 8.3.1, S. 139) zeigen, dass die Messungen mit der gleichen Untersuchungsanordnung wie bei Gruppe 1 zu normgerechten Werten führen (vgl. Hamburger, 1980). Zum anderen war bei beiden Gruppen die visuelle Hinwendung zum Areal möglich, wobei bei beiden Gruppen die Reizgeber verdeckt waren. Die visuelle Hinwendung zum Reizareal, d. h. das Areal liegt im Blickfeld der Probanden, reicht aus, um nach Tipper und seinen Kollegen (1998; s. Kap. 2.2.3, S. 22) bei beiden Gruppen einen Anstieg der supramodalen Aufmerksamkeit zu bewirken und damit die taktile Wahrnehmungsleistung zu unterstützen.

9.4.2 Dynamische spatiotemporale Effekte

Wie schon in allen vorhergehenden Studien (Vorstudie 1 und 2, Hauptstudie 1) tritt auch in der vorliegenden Studie der Saltationseffekt auf. Entsprechend der Annahme (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 1) war die Verschiebung des subjektiv wahrgenommenen Reizortes eines Stimulus umso ausgeprägter, je kürzer das Zeitintervall zu dem nachfolgenden räumlich entfernten Reiz war (s. Ergebnisse in Kap. 9.3.2, S. 167 und Kap. 9.3.3, S. 176). Die perzeptive Repräsentation der räumlichen Anordnung von Reizen auf der Körperoberfläche wird moduliert durch die zeitliche Abfolge der Reize. Dieser Zusammenhang entspricht der im neuronalen Netzwerk getroffenen Annahme bezüglich der kortikalen Verarbeitung und perzeptiven Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster (Wiemer et al., 2000; s. Kap. 3.4.1, S. 61).

Der Saltationseffekt wurde in Hauptstudie 2 mit zwei unterschiedlichen Saltationsreizmustern – „reduced rabbit“ (RR) und „utterly reduced rabbit“ (URR; s. Saltationsformen in Kap. 3.1.2, S. 31) – repliziert.

Aufmerksamkeitseffekte Wie in Hypothese 7 (Kap. 4.3.2, S. 73) angenommen, wird der letzte Reiz (S2) bei beiden Saltationsformen (RR und URR) in Abhängigkeit vom Zeitintervall zum vorhergehenden Reiz S1 fehllokalisiert. Die Fehllokalisation von S2 ist allerdings deutlich geringer als die von S1. Eine symmetrische Anziehung der beiden Reize, wie von Kilgard und Merzenich (1995) bei neutralen Instruktionen vorhergesagt, wurde wie schon in den vorhergehenden Studien nicht beobachtet.

Nach Kilgard und Merzenich (1995) wird die Lokalisation der Reize beim Saltationseffekt in einem zweistufigen Prozess vorgenommen. Zunächst wird die Distanz zwischen den beiden Reizen in Abhängigkeit vom Zeitintervall geschätzt und dann die Reize in Abhängigkeit vom Fokus der Aufmerksamkeit lokalisiert (s. Kap. 3.1.3, S. 33). In der vorliegenden Studie wird vermutlich aufgrund der immer gleichen räumlichen Abfolge der Reize von distal nach proximal die Aufmerksamkeit in den proximalen Teil der Reizstrecke gelenkt und die Positionierung der Reize dorthin vorgenommen. Mit den vorliegenden Daten kann jedoch nicht entschieden werden, ob der Mechanismus für die proximale Fehllokalisation des Reizes verantwortlich ist, da die räumliche Abfolge der Reize nicht variiert wurde.

Möglicherweise trägt auch der bei Lokalisation einzelner Reize deutlich auftretende Einfluss des Ellenbogens als anatomischer Markierungspunkt zu der asymmetrischen Positionierung der Saltationsreize in proximale Richtung bei. Auch dies könnte nur entschieden werden durch eine Variation der Nähe des Reizareals zum Einflussgebiet der anatomischen Markierungspunkte, die in der vorliegenden Arbeit nicht vorgenommen wurde (auch in Hauptstudie 1 liegt das Reizareal trotz einer größeren Entfernung zum Ellenbogengelenk dennoch vollständig in dessen Einflussbereich).

Fehllokalisation des Ankündigungsreizes Wie in der vorhergehenden Studie bestätigt sich auch in der vorliegenden Studie die Annahme, dass der Ankündigungsreiz bei Reizmuster RR („reduced rabbit“) nicht in Abhängigkeit vom Zeitintervall zwischen den beiden nachfolgenden zeitlich assoziierten Reizen (S1 und S2) fehllokalisiert wird (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 9). Es zeigt sich aber eine starke konstante Fehllokalisation des Ankündigungsreizes in proximale Richtung. Die Reizstrecke zwischen den beiden Reizgebern, mit denen die Reize vorgegeben werden, ist dadurch in der Wahrnehmung verkürzt ($D_{[\text{phys.}]} = 105 \text{ mm} \rightarrow D_{[\text{subj.}]} = 60 \text{ mm}$).

Wie schon in Vorstudie 1 (s. Kap. 6.4, S. 121) diskutiert, tritt diese Verkürzung der wahrgenommenen Distanz zwischen S0 und S2 bei Reizmuster RR („reduced rabbit“) auf, obwohl mindestens ein Zeitintervall von 1020 ms zwischen den Reizen liegt. Diese Fehllokalisation wurde nur in den Studien beobachtet, in denen die Einschätzung der Reizpositionen jeweils nach einmaliger Präsentation der Reizmuster vorgenommen wurde (Vorstudie 1 und Hauptstudie 1) und nicht in den Studien, in denen die Reizmuster vor der Einschätzung mehrmals präsentiert wurden. Daher liegt die Vermutung nahe, dass Gedächtnis- bzw. Aufmerksamkeitsprozesse ursächlich sind. Zwischen der Vorgabe von S0 und der Einschätzung der Reizposition

liegt verglichen mit den anderen Reizen (S1 und S2) ein deutlich längeres Zeitintervall. Möglicherweise wird daher ein „recency“-Effekt wirksam, der bei mehrmaliger Präsentation der Reizmuster durch die Möglichkeit zur Überprüfung der wahrgenommenen Reizpositionen und zur besseren Verankerung des Perzepts verhindert wird.

Häufigkeit des Saltationseffekts Der Saltationseffekt, in Form eines negativen Zusammenhangs zwischen der Größe der Fehllokalisation und dem Zeitintervall zwischen den Reizen, tritt bei beiden Saltationsformen im überwiegenden Teil der Messungen auf ($> 90\%$; s. Tab. 9.3, S. 173 und Tab. 9.4, S. 182). Im Vergleich zu Hauptstudie 1 (s. Abschnitt: Häufigkeit des Saltationseffekts in Kap. 8.3.3, S. 144) hat sich die Häufigkeit des Auftretens von 80% auf über 90% erhöht. Dies hängt vermutlich mit der Veränderung der Stimulusverlaufsform zusammen. In Hauptstudie 1 wurden Reize mit einer Dauer von 40 ms und einem stark gedämpften Verlauf verwendet, während in Hauptstudie 2 die Reize bei einer Dauer von 20 ms und einer steilen ansteigenden und abfallenden Flanke einen nahezu rechteckförmigen Verlauf hatten (vgl. Charakteristiken der Reize in Kap. 5.1.1, S. 79). Nach Geldard und Sherrick (1978, S. 3) steigt die Wahrscheinlichkeit des Auftretens eines Saltationseffekts bei Verwendung rechteckförmiger kurzer Reize (s. Kap. 3.1.6, S. 38).

Die sechs Messwiederholungen haben keinen Einfluss auf das Auftreten des Saltationseffekts. Innerhalb des Untersuchungszeitraums von 45 Minuten trat weder ein Übungseffekt, im Sinne von Zunahme der Auftretenswahrscheinlichkeit, noch ein Gewöhnungseffekt, im Sinne von Abnahme der Auftretenswahrscheinlichkeit, auf.

Da die Messungen, bei denen kein Saltationseffekt auftrat, nicht auf einzelne Probanden zurückzuführen sind, sind sie vermutlich auf zufällige Schwankungen der Aufmerksamkeit und der Konzentration zurückzuführen. Die Annahme, dass der Effekt bei allen Personen auftritt (Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 2) wurde somit bestätigt.

Gruppenunterschiede Wie bei der spatialen Reizverarbeitung ist auch beim Saltationseffekt kein Vorteil für eine der beiden Gruppen zu beobachten. Obwohl bei Gruppe 2 die Applikation stärker dem von Geldard und Sherrick (1986) verwendeten Aufbau gleicht (vgl. Abb. 9.1c, Kap. 9.2.2, S. 161 und Abb. 3.8, Kap. 3.1.7, S. 39), tritt der Saltationseffekt bei beiden Gruppen gleich häufig auf. Die Applikationsform und das Reizareal haben keinen Einfluss auf die Auftretenshäufigkeit des Effekts.

Ebenso ist kein signifikanter Effekt der Applikationsform auf die Höhe der Fehllokalisation von S1 oder auf die Form der Saltationskennlinie (Zusammenhang von

Zeitintervall und Fehllokalisation von S1) zu beobachten.

Exodus und Koinzidenz In der vorliegenden Studie kann wie schon in Hauptstudie 1 (s. Abschnitt: Exodus und Koinzidenz in Kap. 8.3.3, S. 146) nicht in allen Fällen das Auftreten eines Exodus- oder Koinzidenzpunktes beobachtet werden. Dieses Ergebnis steht im Kontrast zu den Ergebnissen von Geldard und seinen Kollegen, die in allen Fällen das Auftreten beider Punkte beschreiben (Geldard, 1975, S. 53; Geldard & Sherrick, 1972). Die beiden Punkte stellen die Eckpunkte der saltatorischen Kennlinie dar (s. Kap. 5.7.4, S. 109). Der Exoduspunkt beschreibt den Schnittpunkt der Saltationskennlinie (S1) mit der Kennlinie von S0. Koinzidenz beschreibt den Schnittpunkt der Saltationskennlinie (S1) mit der Kennlinie von S2. Diese in der vorliegenden Arbeit verwendeten Definitionen beziehen sich auf die wahrgenommenen Positionen von S0 und S2, während Geldard und Sherrick (1972) als Exodus- und Koinzidenzpunkt das Zusammentreffen der Saltationskennlinie mit den physikalischen Reizpositionen von S0 und S2 definierten.

In der vorliegenden Arbeit tritt ungefähr bei einem Drittel der Messungen bei beiden Saltationsreizmustern (RR und URR) selbst beim kleinsten Zeitintervall (SOA S1–S2 = 0 ms) kein Koinzidenzpunkt auf. Und bei Reizmuster RR wurde bei etwa einem Drittel der Saltationskennlinien selbst beim längsten Zeitintervall (SOA S1–S2 = 1020 ms) kein Exoduspunkt beobachtet.

Gegenüber Hauptstudie 1 (s. Abschnitt: Exodus und Koinzidenz in Kap. 8.3.3, S. 146) nahm jedoch die Anzahl der Saltationskennlinien mit beiden Eckpunkten deutlich zu. Die breitere Auswahl des SOA-Bereichs (0–1020 ms) zwischen S1 und S2 wirkte sich günstig aus. Wie in Hauptstudie 1 schon vermutet (s. Kap. 8.4.3, S. 152) reichte der in dieser Studie verwendete kleinere SOA-Bereich (40–260 ms) nicht aus, um den Effekt bei allen Probanden über die ganze Variationsbreite abzubilden. Möglicherweise wirkte sich auch die Veränderung der Stimulusverlaufsform (Verkürzung der Dauer von 40 auf 20 ms bei einem rechteckförmigen Verlauf; s. Kap. 5.1.1, S. 79) auf die Ausprägung des Saltationseffekts ebenso positiv wie auf die Häufigkeit des Auftretens aus.

Dennoch fehlt auch in dieser Studie bei 30 % der Saltationskennlinien einer der beiden Endpunkte. Ein ungünstig gewählter Zeitbereich kann hier nicht mehr verantwortlich sein, da in der vorliegenden Studie der gesamte Bereich, innerhalb dessen das Zeitintervall Einfluss auf die Fehllokalisation der Reize hat, vorgegeben wurde. Das kürzeste untersuchte Zeitintervall liegt in der vorliegenden Studie im Bereich

der Gleichzeitigkeit (0 ms). Das längste Intervall liegt mit 1020 ms weit über dem Bereich bis zu dem ein Einfluss der zeitlichen Abfolge auf die Lokalisation der Reize angenommen werden kann (500 ms).

Dieses Ergebnis erhärtet die in Hauptstudie 1 getroffene Annahme, dass die Eckpunkte der Saltationskennlinie nicht immer beobachtbar sein müssen, sondern ihr Auftreten abhängig davon ist, wie die Repräsentation des jeweiligen Reizareals moduliert wird (vgl. Kap. 8.4.3, S. 152). In Hauptstudie 1 wurde vermutet, dass die methodischen Unterschiede zwischen der Abfrage- und Applikationsform der vorliegenden Arbeit und der von Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975, S. 29; Geldard & Sherrick, 1972; Geldard et al., 1981a, 1981b) verwendeten Form zu den unterschiedlichen Ergebnissen führten. Bei Geldard und seinen Kollegen waren die Reizgeber für die Probanden sichtbar und dienten als visuelle Anker für die Repräsentation des taktilen Reizareals und zur Bestimmung des Exodus- und Koinzidenzpunktes (s. Kap. 3.1.7, S. 39). Koinzidenz- und Exoduspunkt wurden bei ihnen zudem explizit abgefragt. In der vorliegenden Studie hingegen waren die Reizgeber verdeckt.

Der Einfluss visueller Information auf die somatosensorische Wahrnehmung ist gut untersucht (Pavani et al., 2000). Die Integration von Informationen aus verschiedenen Sinnessystemen ist eine wichtige Voraussetzung z. B. für visuell geleitete Greifbewegungen. Die visuelle Verankerung des Reizareals führt offensichtlich zu einer anderen perzeptiven Repräsentation der Reizstrecke. Dies geht auch deutlich aus der Kompression der Strecke bei der Lokalisation einzelner Reize hervor (s. vorhergehendes Kap. 9.4.1). Die visuell unterstützte Repräsentation des Reizareals führt anscheinend auch zu einem veränderten Zeitverlauf integrativer Verarbeitungsprozesse. Die taktile Repräsentation des Reizareals führt gegenüber der visuell beeinflussten Repräsentation zu deutlich flacheren Saltationskennlinien.

Unter der Annahme, dass dem Saltationsphänomen die von Wiemer und seinen Kollegen (2000) in ihrem neuronalen Netzwerkmodell angenommenen kortikalen Verarbeitungsprozesse zugrunde liegen (s. Kap. 2.1.5, S. 13), ist dieses Ergebnis nur mit einer Veränderung der Auflösung des Netzwerkes zu erklären. Diese Annahme wird unterstützt durch neurobiologische Studien zur aufmerksamkeitsabhängigen Veränderung der Ausdehnung der Repräsentation von Körperteilen in SI (Braun et al. 2001), auf dessen Ebene Wiemer et al. (2000) die dynamischen Verarbeitungsmechanismen ihres Modells ansiedeln.

Segregation Die Ergebnisse der vorliegenden Studie weisen darauf hin, dass der Zeitbereich, innerhalb dessen integrative Verarbeitungsprozesse im dynamischen neuronalen Netzwerkmodell stattfinden, weitaus größer ist als zunächst angenommen. Wiemer und seine Kollegen (2000) nahmen ursprünglich an, dass integrative Verarbeitung zweier Reize nur bis zu ISI von 200 ms stattfindet (s. Kap. 2.1.5, S. 13). Aufgrund der Ergebnisse von Geldard und seinen Kollegen (Geldard, 1975, S. 53; Geldard & Sherrick, 1972), nach denen integrative Effekte in der Wahrnehmung noch bis zu Intervallen von 300 ms nachweisbar sind, wurde in der vorliegenden Arbeit dieser Wert als oberste Grenze für das Auftreten integrativer Effekte angenommen (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 10). Allerdings muss dieser Zeitbereich den Ergebnissen der vorliegenden Studie zufolge weiter angepasst werden. Integration trat bis zu Intervallen von 500 ms auf.

Der zweite Punkt der Annahme, dass Segregation bei Intervallen > 300 ms auftritt, kann daher ebenfalls nicht bestätigt werden. Segregation, d. h. eine Ausdehnung der perzeptiven Distanz über die physikalische Distanz hinaus, trat selbst bei den längsten Intervallen (500–1020 ms) entgegen der Annahme von Wiemer und Kollegen (2000) nicht auf.

Somit bestätigen die vorliegenden Daten nur den Teil des neuronalen Netzwerkmodells, der die integrative Verarbeitung von Reizen betrifft (Wiemer et al., 2000; s. Kap. 3.4.1, S. 61). Der Zeitbereich, in dem diese Veränderungen auftreten, muss allerdings angepasst werden. Weiterhin muss das Modell um zusätzliche Faktoren wie den Einfluss höherer Verarbeitungszentren erweitert werden, die das neuronale Netz in Abhängigkeit von zusätzlichen Informationen anderer Sinneskanälen (z. B. des visuellen Kanals) modulieren.

9.4.3 Mittelfristige spatiotemporale Effekte

Erwartet wurde nach Hypothese 11 (s. Kap. 4.3.2, S. 73) eine längerfristige Veränderung der wahrgenommenen Anordnung von Reizen auf der Körperoberfläche in Folge von repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern. In den Daten zeigte sich, dass es sich bei den Veränderungen, die durch die repetitive Stimulation hervorgerufen wurden, um zwei unterschiedliche Prozesse handelt. Daher wurde in der vorliegenden Arbeit die Unterscheidung zwischen mittelfristigen (< 10 min) und längerfristigen (45 min) Effekten getroffen. Beide Effekte bestätigen aber die in Hypothese 11 (s. Kap. 4.3.2, S. 73) getroffene Annahme: Repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern hat einen deutlichen Effekt auf die wahrgenommene

Anordnung von Reizen auf der Körperoberfläche. Die Höhe der Fehllokalisation von S1, nimmt über die repetitive Stimulation hinweg zu. Dieser Effekt tritt zusätzlich zu dem dynamisch adaptiven Effekt, dem Saltationseffekt, auf.

In der vorliegenden Studie wurden alle unterschiedlichen Trials ($N = 19$) einer Saltationsform, d. h. Reizmuster mit unterschiedlichen SOA-Bedingungen (SOA S1–S2 0–1020 ms), in einem Block in pseudorandomisierter Folge vorgegeben (s. Kap. 9.2.3, S. 162). Diese pseudorandomisierte Abfolge, die Reihenfolge der Trials in der Reizsequenz (NR), wiederholte sich in jedem der sechs Blöcke. Innerhalb eines Blocks erfolgte somit eine repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern, die sich bezüglich des Zeitintervalls unterschieden. Die Trials wurden bei den beiden Saltationsreizmustern RR und URR („reduced rabbit“ und „utterly reduced rabbit“) jeweils in unterschiedlicher Reihenfolge durchgeführt, wodurch sich unterschiedliche Effekte auf die Fehllokalisation bei den beiden Reizmustern ergaben.

Bei Reizmuster RR zeigt sich ein sprunghafter Anstieg der Fehllokalisation von S1 und damit eine Verkürzung der wahrgenommenen Distanz zwischen den beiden zeitlich assoziierten Reizen, zwischen dem 3. und 6. Trial (s. Abschnitt: Mittelfristiger Effekt in Kap. 9.3.2, S. 169). Bei Reizmuster URR hingegen zeigt sich ein kontinuierlicher Anstieg der Fehllokalisation von S1 über alle 19 Trials eines Blocks hinweg (s. Abschnitt: Mittelfristiger Effekt in Kap. 9.3.3, S. 177). Dieses Muster tritt in jedem Messwiederholungsblock erneut auf.

Die Veränderung der Repräsentation entsteht innerhalb von wenigen Minuten. Sie bleibt für die Dauer einiger Minuten bestehen, um dann nach Ende der Stimulation bzw. durch den Wechsel zu einer anderen Reizmusterklasse (vgl. die Abfolge der Reizmusterklassen in Tab. 9.2, S. 164) mit entsprechenden Reizmustern wieder auf das Ausgangsniveau zurückzukehren. Die Stimulation mit einem spatiotemporalen Reizmuster scheint zu einer neuen Festlegung des perzeptiven Repräsentationsareals zu führen. Nachfolgende spatiotemporale Reizmuster werden dann auf Grundlage des neu festgelegten Repräsentationsareals interpretiert, was zu einer weiteren Verkürzung der Reizstrecke führt. Dieser Prozess nimmt offensichtlich bei den beiden Saltationsreizmustern einen unterschiedlichen Verlauf.

Dies ist auf die unterschiedliche Abfolge der Trials zurückzuführen. Bei Reizmuster RR wird innerhalb eines Blocks zunächst der Trial mit dem längsten SOA S1–S2-Intervall (1020 ms) vorgegeben, danach ein Trial mit einem mittleren Intervall (220 ms), gefolgt von dem Trial mit dem kürzesten Intervall (0 ms). Durch die Vorgabe der beiden Extremwerte und eines mittleren Wertes könnte eine Kalibrie-

rung des perzeptiven Systems stattgefunden haben. Beim Reizmuster URR wurde zunächst ein kurzes Intervall (140 ms) vorgegeben, gefolgt von einem noch kürzeren Intervall (20 ms), gefolgt vom längsten Intervall (1020 ms). Das kürzeste Intervall (0 ms) wurde erst auf Position 14 vorgegeben. Ab dieser Position wird auch wieder eine Zunahme des Einflusses der Reizabfolge auf die Saltationskennlinie verzeichnet. Eine Kalibrierung des Systems anhand der Extremwerte konnte somit am Anfang eines Durchgangs nicht stattfinden. Im Verlauf der Messreihe innerhalb eines Blocks folgten noch extremere Werte, was zu einer weiteren Anpassung des Systems geführt hat. Diese Anpassung ist in den Daten bei Reizmuster URR deutlich zu sehen (s. Abb. 9.14, S. 179).

Diese mittelfristigen Veränderungen der perzeptiven Repräsentation lassen sich auf Grundlage des neuronalen Netzwerkmodells von Wiemer und seinen Kollegen (2000) erklären. Entsprechend der Modellannahmen induziert repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern überdauernde reversible Veränderungen in der Topographie der kortikalen Karte (s. Kap. 3.4.1, S. 61), die eine Auswirkung auf die Wahrnehmung folgender Reizmuster haben.

9.4.4 Längerfristige spatiotemporale Effekte

Neben dem dynamischen Effekt von SOA auf die Wahrnehmung von Distanzen zwischen zwei Reizen – dem Saltationseffekt wie ihn Geldard und Sherrick (1972) beschrieben haben – und dem mittelfristigen Effekt der Abfolge unterschiedlicher Trials, wird die Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche wie erwartet auch durch einen längerfristigen Trend verändert (s. Kap. 4.3.2, Hypothese 11, S. 73).

Die Distanz zwischen den beiden zeitnah präsentierten Reizen in den Saltationsreizmustern (S1, S2) nimmt in der Wahrnehmung über die Messwiederholungen (Blöcke) hinweg ab ($D_{[\text{phys.}]} = 105 \text{ mm} \rightarrow \text{Block 1: } D_{[\text{subj.}]} = 70 \text{ mm} \rightarrow \text{Block 2: } D_{[\text{subj.}]} = 57 \text{ mm} \rightarrow \text{Block 3: } D_{[\text{subj.}]} = 50 \text{ mm}$). In der Wahrnehmung werden die präsentierten Reize auf einem immer kleineren Areal auf der Körperoberfläche angeordnet. Die Veränderung der Repräsentation tritt innerhalb von 45 Minuten auf, wobei die ersten Veränderungen schon nach dem ersten Messwiederholungsblock (nach 8 min) zu beobachten sind. Er ist unabhängig vom Effekt der Trialabfolge innerhalb eines Blocks.

Auch dieser Effekt könnte auf die im neuronalen Netzwerkmodell nach Wiemer et al. (2000) auf der Basis neuronaler Lernmechanismen vorhergesagten Veränderun-

gen zurückzuführen sein. Die wiederholte Vorgabe der Saltationsreizmuster führt zu überdauernden reversiblen Veränderungen der Repräsentation der Körperoberfläche in SI (s. Kap. 2.1.4, S. 10; Kap. 3.4.1, S. 61). Unterstützt wird diese Annahme auch durch die Auswirkungen auf die Repräsentation einzelner Reize (s. Kap. 9.4.1, S. 185). Neurobiologische Studien zeigen, dass auf kortikaler Ebene repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern zu einer Integration und zu einer Fusion zweier Reizareale führt (Godde et al., 1996; Pleger et al., 2001). Möglicherweise hat in der vorliegenden Studie im Verlauf der Untersuchung eine leichte Fusion der beiden Reizareale (L1 und L8) stattgefunden. Unterstützt wird diese Annahme durch Befunde, die bei Fusion zweier kortikaler Areale eine Verschlechterung der Lokalisationsleistung feststellten (Pleger et al., 2001; Sterr et al., 1998). Eine solche Verschlechterung der Lokalisationsleistung fand in der vorliegenden Arbeit statt.

Entsprechend der Annahme (s. Kap. 4.3.2, Hypothese 12, S. 73) verändert sich das Areal auf dem einzelne Reize in der Wahrnehmung angeordnet werden über die sechs Messwiederholungen hinweg (s. Abb. 9.2, S. 166). Das Reizareal unterliegt in der Wahrnehmung einer zunehmend stärkeren Kompression. Dies spricht für die Annahme, dass auch die Lokalisation einzelner Reize auf einem durch Vorgabe spatiotemporaler Reizmuster verkleinerten perzeptiven Areal vorgenommen wird. Blöcke mit spatialen und spatiotemporalen Reizmustern wurden innerhalb der vorliegenden Studie jeweils abwechselnd vorgegeben (s. die Abfolge der Reizmusterklassen in Tab. 9.2, Kap. 9.2.2, S. 164).

In der vorliegenden Studie zeigt sich, dass die Topographie des taktilen Wahrnehmungsraums von der räumlichen und zeitlichen Anordnung der Reize abhängig ist. Zeitlich eng assoziierte Reize werden räumlich enger repräsentiert. Wiederholte Vorgabe spatiotemporaler Reizmuster führt entsprechend der Annahme zu länger andauernden Veränderungen der Topographie des Wahrnehmungsraums. Aufgrund neurobiologischer Studien zur Veränderung der Topographie in SI bei repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern (Godde et al., 1996; Pleger et al., 2001) liegt die Vermutung nahe, dass die Verschlechterung der Lokalisationsleistung in der vorliegenden Studie über die Untersuchung hinweg mit einer beginnenden Veränderung der taktilen Repräsentation in SI einhergeht. Ein Vergleich der Lokalisationsleistung mit der Diskriminationsschwelle, die nach Pleger et al. (2001) und Godde et al. (1996) von der Fusion von benachbarten Reizarealen profitiert, könnte diese Annahme erhärten. Zukünftige Studien zu Veränderungen der Repräsentation der somatosensorischen Karte in Folge repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen

Reizmustern sollten daher neben der Punktlokalisationsleistung auch die Zweipunktschwelle erheben.

9.4.5 Vergleich der beiden Saltationsformen

Aufgrund der von Kilgard und Merzenich (1995) nachgewiesenen Rolle von Aufmerksamkeitseffekten bei der Positionierung der beiden zeitlich assoziierten Reize beim Saltationseffekt (s. Kap. 3.1.3, S. 33) wurde angenommen, dass der Ankündigungsreiz bei Reizmuster RR einen Effekt auf die Positionierung der Reize hat (s. Kap. 4.3.2, S. 73, Hypothese 8). Der Ankündigungsreiz bei Reizmuster RR sollte eine verstärkte Verlagerung der Aufmerksamkeit in den proximalen Teil der Reizstrecke zur Folge haben, da die Probanden dort (aufgrund der Reizabfolge von distal nach proximal) die nächsten Reize erwarteten. Aufgrund dieser Aufmerksamkeitsfokussierung müsste der dem Ankündigungsreiz nachfolgende Reiz S1 stärker in den proximalen Teil der Reizstrecke fehllokalisiert werden, im Vergleich zu der Fehllokalisation bei Reizmuster URR, bei dem der Ankündigungsreiz fehlt.

Diese Annahme bestätigt sich in dieser Form nicht. Zwar wird tatsächlich bei Reizmuster RR S1 etwas stärker fehllokalisiert als bei Reizmuster URR (s. Kap. 9.3.4, S. 184). Allerdings unterscheiden sich die beiden Saltationskennlinien der Effekte mehr im Verlauf und nicht in der Höhe der Fehllokalisation. Während bei Reizmuster URR von einem Einfluss des Zeitintervalls auf die Fehllokalisation nur bis zu 366 ms ausgegangen werden kann, hat das Zeitintervall bei Reizmuster RR noch bis zu 500 ms einen Einfluss auf die Höhe der Fehllokalisation von S1 (s. Kap. 9.3.4, S. 184). Die Kennlinie bei Reizmuster RR ist daher etwas flacher als die bei Reizmuster URR.

Die vermuteten Aufmerksamkeitseffekte können diesen Unterschied nicht erklären, da die asymmetrische Positionierung der beiden zeitnah vorgegebenen Reize (S1, S2) in den proximalen Teil der Reizstrecke bei beiden Reizmustern (RR und URR) beweist, dass eine Fokussierung der Aufmerksamkeit auf den proximalen Teil des Reizareals bei beiden gleichermaßen, unabhängig vom Ankündigungsreiz stattfindet (s. Kap. 9.4.2, S. 189).

Eine andere Möglichkeit zur Erklärung der geringfügig höheren Fehllokalisation von S1 bei Reizmuster RR bietet Bennett (1997). Er erklärt das Saltationsphänomen auf der Basis eines zerebralen rekonstruktiven Prozesses. Die Reize werden abhängig von Erfahrung in eine logische räumliche Abfolge gebracht. Somit könnte die durch das Saltationsparadigma verursachte Empfindung als ein sich über die Haut bewe-

gendes Objekt interpretiert werden. Die Stimulation des gleichen Reizortes zweimal hintereinander, wie es durch den Ankündigungsreiz bei Reizmuster RR der Fall ist, entspricht nicht der Erfahrung mit natürlichen bewegten Reizen, die sich durch die sukzessive Reizung hintereinander liegender Reizorte auszeichnen. S1 würde entsprechend durch den rekonstruktiven Prozess nicht am gleichen Reizort wahrgenommen wie S0, sondern stärker in Richtung S2 fehllokalisiert.

Neben diesem geringen Unterschied in der Höhe der Fehllokalisation besteht ein deutlicher Unterschied bezüglich der Verläufe der Kennlinien, der auf die Reihenfolgeeffekte zurückzuführen ist (s. Kap. 9.4.3, S. 194). Da die Abfolge der Trials mit den verschiedenen SOA-Bedingungen für die beiden Reizmuster unterschiedlich war und davon auszugehen ist, dass der Wahrnehmungsraum an die vorgegebenen Reizmuster adaptiert, muss eine andere Abfolge zu einem anderen Verlauf des Anpassungsprozesses und somit zu einer anderen Saltationskennlinie führen. Aufgrund der experimentellen Anordnung kann dies mit der vorliegenden Arbeit nicht entschieden werden. Zukünftige Studien in denen beispielsweise beide Saltationsreizmuster den gleichen Reihenfolgeeffekten unterliegen, könnten hier Aufschluss geben.

9.4.6 Zusammenfassung

Die Lokalisation von Reizen auf der Körperoberfläche wird beeinflusst durch die Nähe zu anatomischen Markierungspunkten. Die hier untersuchten anatomischen Markierungspunkte, Handgelenk und Ellenbogen, haben unterschiedlich große Einflussbereiche auf dem Unterarm. Der Einflussbereich des Ellenbogens, im Sinne von abnehmendem Lokalisationsfehler und Fehllokalisation von Reizen in Richtung des Ellenbogens, ist deutlich größer als der des Handgelenks. Der Einfluss der Gelenke auf die Lokalisation einzelner Reize weist darauf hin, dass diese Areale im somatosensorischen Kortex ein größeres Repräsentationsareal im Vergleich zu entsprechenden anderen Arealen haben, die nicht mit anatomischen Markierungspunkten wie den Gelenken verbunden sind.

In der vorliegenden Studie wurde der Saltationseffekt mit den beiden Saltationsformen – „reduced rabbit“ und „utterly reduced rabbit“ – mit verbesserten Bedingungen hergestellt. Die hohe Auftretenshäufigkeit ($> 90\%$) spricht für die Annahme eines zugrunde liegenden universellen Verarbeitungsprinzips. Es konnte ein systematischer monotoner Effekt des Zeitintervalls auf die Größe der Fehllokalisation der zeitlich assoziierten Reize nachgewiesen werden. Der SOA-Effekt kann in Anlehnung an das neuronale Netzwerkmodell Wiemers et al. (2000) mit der dynamischen Ad-

aptation der Topographie der kortikalen Karte aufgrund des Zeitintervalls erklärt werden. Allerdings zeigen die beiden Kennlinien der Saltationsphänomene, dass auch über den Zeitbereich hinaus, in dem nach dem Modell von Wiemer et al. (2000) die Integration zweier Reize erwartet wird (< 200 ms), integrative Verarbeitung stattfindet. In der taktilen Wahrnehmung zeigt sich ein Einfluss des SOA-Intervalls auf die Lokalisation bis zu 500 ms. Entgegen der Annahmen Wiemers und seiner Kollegen (2000) können segregative Prozesse, durch welche die repräsentative Distanz über die physikalische Distanz ausgedehnt wird, nicht nachgewiesen werden.

Neben der dynamischen Adaptation der taktilen Karte aufgrund des Zeitverlaufs der Reizmuster zeigen sich erfahrungsabhängige bzw. lernabhängige Veränderungen durch repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern. Innerhalb von mehreren Minuten, in der vorliegenden Arbeit als mittelfristig definiert, zeigt sich eine weitere Anpassung der taktilen Karte. Die Vorgabe spatiotemporaler Reizmuster führt zu einer Kompression des Reizareals. Nachfolgende Reize werden auf Grundlage dieser neu definierten taktilen Karte interpretiert. Dieser Prozess kann verglichen werden mit einem Kalibrierungsprozess. Abhängig ist dieser Prozess von der Reihenfolge, in der die Trials der Saltationsreizmuster vorgegeben werden, bzw. mit welchen SOA-Intervallen. Dieser Prozess wiederholt sich in gleicher Weise bei jedem neuen Messdurchgang mit den Saltationsreizmustern.

Unabhängig von diesem Prozess treten auch Veränderungen der perzeptiven Repräsentation des Reizareals innerhalb eines längeren Zeitbereichs (45 Minuten) auf, wie sie durch das neuronale Netzwerkmodell von Wiemer und Kollegen (2000) vorhergesagt werden. Die Präsentation spatiotemporaler Reizmuster in sechs Messdurchgängen führt zu einer stärker werdenden Kompression des Reizareals. Die Stimulation mit spatiotemporalen Mustern führt zu einer längerfristigeren und für eine bestimmte Zeit andauernden veränderten Repräsentation taktiler Reize in SI. Diese Veränderung wirkt sich auch auf die Repräsentation einzelner Reize aus.

10 Hauptstudie 3: Zerebrale Repräsentation spatiotemporaler Illusionen

In Hauptstudie 3 wurde erstmals die zerebrale Verarbeitung sensorischer Saltation mit einem bildgebenden Verfahren untersucht. Bei der Saltation wird, wie in den vorhergehenden psychophysikalischen Studien demonstriert (s. Kap. 6, 7, 8 und 9), die Position eines Reizes örtlich verschoben wahrgenommen, wenn ihm zeitnah ein räumlich entfernter Reiz folgt. Die Verschiebung in Richtung des zweiten Reizes ist umso größer, je kürzer das Zeitintervall zwischen den beiden Reizen ist (< 500 ms). Diesem Zusammenhang entspricht nach dem neuronalen Netzwerkmodell Wiemers et al. (2000) die Veränderung der Topographie der somatosensorischen Karte in SI in Abhängigkeit vom Zeitverlauf der Stimulation (s. Kap. 2.1.5, S. 13). Die kortikale Karte passt sich dynamisch an die räumlichen und die zeitlichen Reizgegebenheiten an (Braun, et al., 2000), indem die zeitliche Distanz zwischen zwei Stimuli in eine räumliche Distanz transformiert wird.

In der vorliegenden Hauptstudie werden daher spatiotemporale Reizmuster mit unterschiedlichen SOA-Intervallen zwischen zwei räumlich getrennten Reizen vorgegeben, so dass bei einem Teil der Reizmuster ein Saltationseffekt auftritt (Saltationsreizmuster) und beim anderen Teil nicht (Kontrollreizmuster). Verglichen werden die Aktivierungsmuster in SI, die durch die unterschiedlichen Reizmuster hervorgerufen werden, untereinander und mit einer Ruhebedingung, in der keine taktile Stimulation stattfindet.

10.1 Fragestellung

10.1.1 Spatiale Effekte

Als Reizort wurde aus verschiedenen Gründen die Fußsohle gewählt. Zum einen ist das Repräsentationsareal in SI aufgrund seiner markanten Position gut zu lokalisieren. Es liegt am superioren Teil des Gyrus postcentralis und reicht bis zur Innenseite des Hemisphärenspaltes. Weiterhin ist die räumliche Ausdehnung des Areals in SI im Verhältnis zum maximal möglichen saltatorischen Areal zufrieden stellend (s. Abb. 5.7, Kap. 5.1.3, S. 89). Die Fußsohle ist im MRT gut zu erreichen und der Proband wird in der engen Röhre nicht zusätzlich durch Raum einnehmende Geräte eingeengt.

Erwartet wird, dass die taktile Stimulation eine messbare Aktivierung in dem entsprechend der Topographie (s. Homunkulus von Penfield & Rasmussen, 1950; s. Kap. 1, Abb. 1.1, S. 3) von SI zu erwartenden Areal hervorruft (Kap. 4.4, S. 76, Hypothese 13).

Die Reizorte liegen in der vorliegenden Studie auf der Ferse, den Zehenballen und auf dem plantaren Mittelfuß. Nakamura et al. (1998) unterscheiden in ihrer Studie klar zwei räumlich getrennte Aktivierungsareale für die Zehen und den Fußknöchel (s. Abb. 5.7, Kap. 5.1.3, S. 89). Daher wird erwartet, dass in der vorliegenden Studie jeweils zwei distinkte Areale im Aktivierungsmuster in SI diskriminiert werden können (Ferse und Zehenballen; Kap. 4.4, S. 76, Hypothese 14).

10.1.2 Spatiotemporale Effekte

In einer der MRT-Studie vorausgehenden Testphase wurde zunächst bestätigt, dass Saltation auf der Fußsohle über eine Distanz von 135 mm auftritt. Die verwendeten SOA-Intervalle wurden auf der Grundlage dieser Tests und der Ergebnisse der vorausgegangenen psychophysikalischen Studien in dieser Arbeit ausgewählt. Die Wahrscheinlichkeit eines Saltationseffekts sollte möglichst groß sein und die Höhe der Fehllokalisation im mittleren Bereich zwischen Exodus- und Koinzidenzpunkt liegen (s. Kriterien zur Quantifizierung eines Saltationseffekts in Kap. 5.7.4, S. 109).

Erwartet wurde, dass der Saltationseffekt auch während der Untersuchung mit fMRT auftritt (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 1). Bezüglich der Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster in SI, wird bei Auftreten eines Saltationseffekts (Reizmuster RR) erwartet, dass neben den Aktivierungsarealen für die Zehenballen und

die Ferse ein drittes aktiviertes Areal entsprechend dem illusionären fehllokalisierten Reiz zwischen den beiden auftritt (Kap. 4.4, S. 76, Hypothese 15).

10.2 Methodik

10.2.1 Stichprobe

Die Stichprobe besteht aus vier Probanden, die alle zuvor an einer der psychophysikalischen Studien – entweder an Vorstudie 1, 2, Hauptstudie 1 oder 2 – teilgenommen hatten. Drei Probanden nahmen an einem und ein Proband an zwei Untersuchungsterminen teil. Von den vier Probanden sind zwei weiblich, alle vier Probanden sind Rechtshänder. Das Alter der Probanden liegt zwischen 25 und 40 Jahren ($M = 34$).

10.2.2 Apparatur

Die Applikation der Druckreize wurde mit Reizgeberanordnung 5 (s. auch Kap. 5.1.3, S. 89) auf die Fußsohle des linken Fußes vorgenommen. Die Reizgeberanordnung besteht aus drei Reizgeberreihen (L1, L2, L3). L1 und L3 sind 135 mm voneinander entfernt, L2 liegt in der Mitte zwischen diesen. Die erste Reihe L1 wurde auf den Zehenballen positioniert, so dass die dritte Reihe L3 auf der Ferse zu liegen kam (s. Abb. 10.1).

Da die Magnetventile durch das Magnetfeld des Tomographen gestört werden, mussten diese in einem Nebenraum untergebracht werden. Die Druckluftzuleitung zwischen Ventil und Reizgeber lag daher bei 7 m (s. Beschreibung der Experimentierumgebung in Kap. 5.2.2, S. 92).

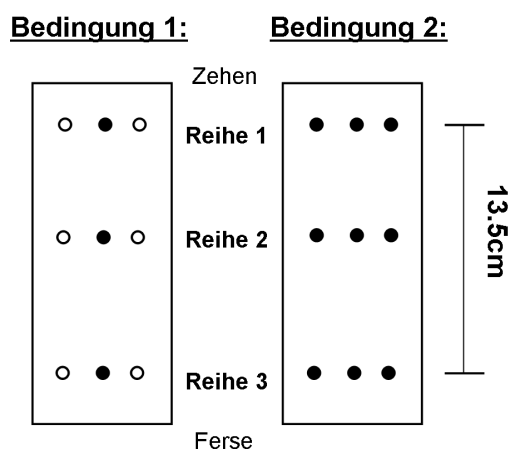


Abbildung 10.1: Schematische Darstellung der Reizgeberanordnung 5. Die schwarzen ausgefüllten Kreise markieren die aktiven Reizgeber.

Die MRT-Messungen wurden mit einem 1.5 T Ganzkörpertomographen (Magnetom Vision, Siemens) durchgeführt. Die Einzelmessungen und die Applikation der Reizmuster wurde über das Triggersignal des Tomographen synchronisiert.

10.2.3 Psychophysikalische Prozedur

Stimulismuster In Hauptstudie 3 wurden Reizmuster der Klasse SS (einzelne Stimuli), RR („reduced rabbit“) und K (Kontrolle) vorgegeben (s. Kap. 5.4, S. 94ff.). Die Dauer eines Stimulus betrug jeweils 40 ms.

Bei Reizmuster SS wurde S1 an einem der drei Reizorte (L1, L2, L3) vorgegeben. Bei Reizmuster RR wurden S0 und S1 nach einem konstanten SOA von 1040 ms bei Reizort L1 auf den Zehenballen vorgegeben. Stimulus S2 wurde am 135 mm entfernten Reizort L3 nach einem SOA S1–S2 von 90 (RR 90) oder 140 ms (RR 140) vorgegeben. Bei Reizmuster K wurde S0 und S1 ebenfalls bei Reizort L1 und S2 bei L3 vorgegeben. Die SOA S0–S1 und S1–S2 betrugen jeweils 1040 ms¹ (K 1040).

Antwortmethode Zur Erfassung des Saltationseffekts schätzten die Probanden während der Messdurchgänge, in denen Saltationsreizmuster vorgegeben wurden, nach jedem Trial im Stillen die Distanz zwischen S0 und S2 (D1). Danach bestimmten sie die Position von S1 auf dieser Strecke als Prozentwert ($S1_{[rel]}$). $S1_{[rel]}$ wurde bei der Vorbereitung der Daten in den Distanzwert D2 transformiert (s. Kap. 5.7.1, S. 105). Erst nach dem Messdurchgang wurden die beiden Werte mündlich abgefragt. Ergaben sich Veränderungen in der Wahrnehmung des Probanden innerhalb eines Messdurchgangs wurde er gebeten diese anzugeben. Größere Veränderungen bezüglich des prinzipiellen Auftretens des Saltationseffekts hätten zum Ausschluss des Datensatzes aus der Analyse geführt. Eine solche Maßnahme war allerdings nicht notwendig.

Messdurchgänge In einem Untersuchungstermin wurden jeweils drei fMRT-Messungen durchgeführt. In Messung 1 wurden einzelne Reize (SS) an den drei unterschiedlichen Reizorten (L1, L2, L3) vorgegeben (s. Tab. 10.1a). In Messung 2 und 3 wurden die Saltationsreizmuster (RR) und das Kontrollreizmuster (K) vorgegeben (s. Tab. 10.1b). Messung 2 und 3 wurden mit unterschiedlichen Bedingungen bezüglich der Reizfläche durchgeführt. Bei Messung 2 wurde ein Reiz jeweils mit nur

¹Die verwendeten Reizmuster der Klassen RR und K unterscheiden sich in Hauptstudie 3 nur aufgrund der unterschiedlichen SOA S1–S2.

einem Reizgeber appliziert (Bedingung 1). Bei Messung 3 wurden die Stimulismuster mit den Reizreihen bestehend aus 3 Reizgebern durchgeführt (Bedingung 2). Die beiden Bedingungen unterscheiden sich daher bezüglich der stimulierten Reizfläche. Bei Bedingung 1 wird pro Stimulus eine kleinere Fläche stimuliert als bei Bedingung 2.

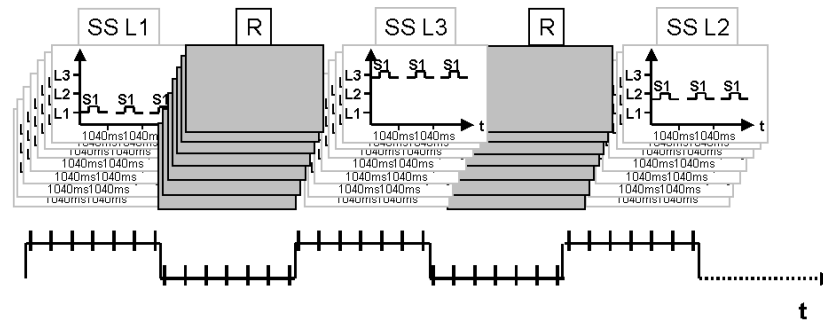
In einem Messdurchgang wechselten sich Stimulationsphasen, in denen taktile Reizmuster (Messung 1: SS; Messung 2 und 3: RR 90, RR 140, K 1040) vorgegeben wurden mit Ruhephasen (R), in denen keine taktile Stimulation durchgeführt wurde, ab (s. Abb. 10.2a und Abb. 10.2b).

In Messung 1 wurden innerhalb einer Stimulationsphase 21 Trials eines Reizmusters (SS) wiederholt (mit einer Wiederholfrequenz von 1 Hz) und mit der Vorgabe von je drei Trials ein Volumen aufgenommen. In den Messungen 2 und 3 wurde innerhalb einer Stimulationsphase 7 Trials eines Reizmusters wiederholt und mit jeder Trialvorgabe ein Volumen aufgenommen. Bei allen drei Messungen dauerte eine Stimulationsphase 21 s und es wurden innerhalb eines Messdurchgangs 12 Stimulationsphasen durchgeführt (je 4 pro Reizmuster). Nach jeder Stimulationsphase folgte eine Ruhephase, in der ebenfalls 7 Volumen aufgenommen wurden und die 21 s dauerte. Eine gesamte Messung dauerte 8.4 Minuten. Bei Messung 2 und 3 wurden die Schätzurteile der Probanden am Ende der Messung durch den Versuchsleiter abgefragt.

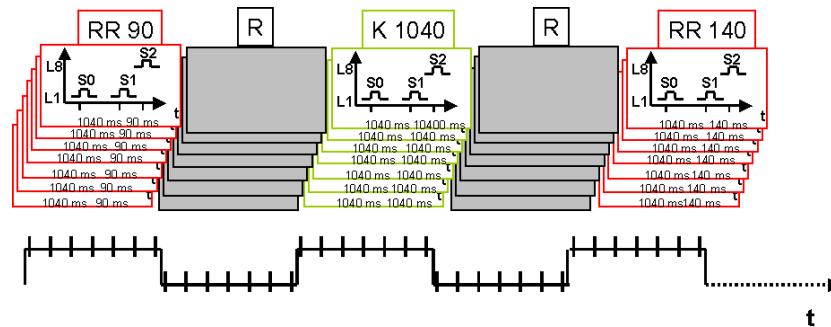
10.2.4 Messprozedur: MRT

Anatomische Aufnahme Die strukturellen MRT-Bilder wurden mit einer T1-gewichteten MPRAGE-Sequenz aufgenommen. Die Schnittlage der funktionellen Aufnahmen wurde anhand dieser Bilder gewählt.

Funktionelle Aufnahmen Die fMRT-Aufnahmen wurden mit einer T2*-gewichteten EPI-Sequenz (Flipangle = 90°, FOV = 240 x 240 mm², Matrix = 128 x 128) aufgenommen. Ein Volumen bestand aus 6 sagittalen Schnitten (TH = 4 mm), die nahe der Mittellinie positioniert wurden. Gemessen wurde mit einer TR-Zeit von 3 s (TE = 54 ms).



a Abfolge der experimentellen Prozeduren in Messung 1: Blöcke mit je 21 Trials (Wiederholfrequenz von 1 Hz) von Reizmuster SS (Einzelne Reize) bei L1, L2 und L3 wechseln sich mit Ruhephasen (R) ab. Ein Volumen wird während der Vorgabe von drei Trials aufgenommen.



b Abfolge der experimentellen Prozeduren in Messungen 2 und 3: Blöcke mit je 7 Trials von Reizmuster RR 90 („reduced rabbit“) mit einem SOA S1–S2 von 90 ms, Reizmuster RR 140 („reduced rabbit“) mit einem SOA S1–S2 von 140 ms und Reizmuster K (Kontrolle) wechseln sich mit Ruhephasen (R) ab. Pro Trial (Dauer: 3 s) wird ein Volumen aufgenommen.

Abbildung 10.2: Abfolge der experimentellen Prozeduren in Hauptstudie 3.

10.2.5 Experimentelles Design

Bei der vorliegenden Untersuchung handelt es sich um zwei faktorielle Untersuchungsdesigns mit Messwiederholungen auf dem Faktor Reizort oder SOA S1–S2 mit 4 Replikationen pro Bedingung (s. Tab. 10.1).

10.2.6 Auswertung

Die statistische Auswertung erfolgte pro Proband und Messdurchgang innerhalb der interessierenden Region um den Postzentralen Gyrus (ROI; s. auch Kap. 5.8, S. 115). Eine multiple lineare Regressionsanalyse wurde durchgeführt, in die je Stimuluskategorie – RR 90, RR 140 und K oder SS bei Reizort L1, L2 oder L3 – eine Referenzfunktion als Regressor einging (s. Abb. 5.15, S. 115). Die jeweilige Referenzfunktion bildet den Wechsel von Stimulations- und Ruhephasen ab und ist mit einer der hämodynamischen Antwortfunktion nachgebildeten Funktion gefaltet. Die

a Experimentelles Design zur Untersuchung spatialer Effekte

Stimulationsphase		
1		4
SS		SS
Reizort (L)		
1	...	1
2		2
3		3

b Experimentelles Design zur Untersuchung spatiotemporaler Effekte

Stimulationsphase			Stimulationsphase		
Bedingung 1			Bedingung 2		
1		4	1		4
90(RR)	...	90(RR)	90(RR)	...	90(RR)
140(RR)		140(RR)	140(RR)		140(RR)
1040(K)		1040(K)	1040(K)		1040(K)

SOA S1–S2 [ms]

Tabelle 10.1: Experimentelle Designs der Hauptstudie 3. a) Spatale Effekte werden mit der Vorgabe einzelner Reize (Reizmuster SS) untersucht. Variiert wird der Reizort (L). b) Spatiotemporale Effekte werden mit der Vorgabe von Reizmuster RR („reduced rabbit“) und K (Kontrolle) untersucht. Variiert wird das Intervall SOA zwischen den Reizen S1 und S2.

hier verwendete geschätzte hämodynamische Funktion ist aus der Summe zweier Gamma-Funktionen gebildet. Mit dem allgemeinen linearen Modell wurden die drei Reizbedingungen auf Unterschiede getestet (Cox, 1996).

Die topographische Lokalisation der Aktivierung wurde anhand der Aktivierungsbilder, in denen die Regressionskoeffizienten abgebildet sind, beurteilt. Die Aktivierungsbilder wurden zur Beurteilung der Lokalisation über die anatomischen Aufnahmen gelegt. Eine Transformation des Bildkoordinatensystems in das standardisierte System nach Talairach und Tournoux (1988) wurde durchgeführt.

10.3 Ergebnisse

10.3.1 Spatale Effekte

Bei allen Probanden zeigt sich in allen drei Messungen eine konsistente und reliable Aktivierung im Postzentralen Gyrus.

Signal-Änderungsrate

Die prozentuale Signal-Änderungsrate in den aktivierten Arealen liegt in Messung 1 bei Stimulation mit einzelnen Reizen (SS) zwischen 0.4 und 2.0 % ($M = 1\%$; s. Anhang B.6.1, Tab. B.36, S. 301). In Messung 2 bei Stimulation mit spatiotemporalen

Reizmustern (RR und K, Bedingung 1) liegt die Änderungsrate in den aktivierten Arealen zwischen 0.5 und 3.1 % ($M = 1.5$ %). In Messung 3 (RR und K, Bedingung 2) liegt die Änderungsrate zwischen 0.5 und 2.2 % ($M = 1.1$ %). Insgesamt fällt die etwas höhere Signal-Änderungsrate in Messung 2 gegenüber Messung 3 auf. Dieser Unterschied ist unerwartet, da in Messung 2 nur ein einzelner Reizgeber zur Stimulation verwendet wurde, in Messung 3 hingegen Reizgeberreihen (mit je 3 Reizgebern im Abstand von 15 mm). Folglich war in Messung 3 die Reizfläche pro Reiz größer (vgl. Anhang B.6.1, Tab. B.36, S. 301).

Die Aktivierung liegt bei allen Probanden in dem Areal, in dem nach Penfield und Rasmussen (1950) und Nakamura et al. (1998) die Repräsentation der Fußsohle zu erwarten ist (s. Abb. 10.3, Abb. 10.4 und Anhang B.6.4, S. 303ff.). Hypothese 13 (s. Kap. 4.4, S. 76) wurde durch die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung bestätigt.

Messung 1: Einzelne Reize

In Messung 1 wurden jeweils einzelne Reize (SS) auf dem Zehenballen, der Ferse und der Fußmitte vorgegeben. Nur bei 2 der insgesamt 5 Messungen sind für die Ferse und die Zehenballen getrennte Aktivierungsareale zu beobachten (Proband 1 und 2, s. Abb. 10.3 und Anhang B.6.4, Abb. B.17, S. 303). Ein distinktes Aktivierungsareal für die Fußmitte ist in keiner der Messungen zu beobachten.

Bei einer Messung (Proband 3.1, Anhang B.6.4, Abb. B.18, S. 304) finden sich zwei Aktivierungsareale, die allerdings nicht zwischen den drei unterschiedlichen Bedingungen diskriminieren. Bei den 2 restlichen Messungen ist jeweils bei allen drei Bedingungen Aktivität im gleichen Areal zu beobachten (s. Abb. 10.4 und Abb. B.19, Anhang B.6.4, S. 305). Hypothese 14 (s. Kap. 4.4, S. 76), in der distinkte Aktivierungsareale zumindest für die Ferse und die Zehenballen erwartet wurden, wird somit nur in 2 der 5 Messungen bestätigt.

Messung 2 und 3: Spatiotemporale Reizmuster

In Messung 2 (Spatiotemporale Reizmuster RR und K, Bedingung 1) finden sich jeweils bei 4 der 5 Messungen zwei differenzierbare aktivierte Areale (Proband 1, 2, 3.1 und 3.2, s. Abb. 10.3 und Anhang B.6.4, S. 303ff.), die ihrer Anordnung nach den Reizort auf der Ferse und den auf den Zehenballen repräsentieren könnten. Bei zwei der Messungen (Proband 1 und 2) wird diese Annahme dadurch unterstützt, dass die gefundenen Areale mit denen übereinstimmen, die in Messung 1 bei Stimulation

der Ferse oder der Zehenballen aktiviert waren. Bei den restlichen 2 Messungen in denen zwei Aktivierungsareale beobachtet werden, entspricht zumindest die Position eines der beiden Areale dem in Messung 1 aufgetretenen Areal.

In Messung 3 (Spatiotemporale Reizmuster RR und K, Bedingung 2) finden sich ebenfalls bei 4 der 5 Messungen je zwei differenzierbare Aktivierungsareale (Proband 1, 2, 3.2 und 4, s. Abb. 10.3, Abb. 10.4 und Anhang B.6.4, Abb. B.17, S. 303 und Abb. B.19, S. 305). Wiederum wird bei zwei der Messungen (Proband 1 und 2) diese Annahme dadurch unterstützt, dass die gefundenen Areale mit denen übereinstimmen, die in Messung 1 zu beobachten sind. Bei den restlichen 2 Messungen stimmen die Koordinaten zumindest eines der beiden aufgetretenen Aktivierungsareale mit denen aus Messung 1 überein.

Insgesamt stimmen die Koordinaten der beobachteten Aktivierungsareale in allen drei Messungen gut überein (s. Tab. 10.2). Dies spricht für eine hohe Konsistenz und Reliabilität der Messungen.

Tabelle 10.2: Talairach-Koordinaten der aktivierten Areale

Pb	Messung	Areal 1			Areal 2			BA	F	p > F
		x	y	z	x	y	z			
1	1	-4	40	66	-9	40	74	BA1/3	6.5	< 0.001
	2	-4	40	69	-9	41	73	BA1/3	5.1	0.002
	3	-5	40	71	-8	40	71	BA1/3	4.0	0.009
2	1	-3	44	69	-12	41	73	BA2/1	6.0	< 0.001
	2	-3	42	67	-13	39	71	BA2/1	7.8	< 0.001
	3	-3	39	64	-11	39	71	BA2/1	6.0	< 0.001
3.1	1				-14	30	71	BA3/1	5.0	0.002
	2	-11	31	58	-12	31	73	BA3/1	9.1	< 0.001
	3				-14	31	72	BA3/1	4.0	0.01
3.2	1	-6	37	70	-10	33	72	BA3/1	7.5	< 0.001
	2	-6	38	71	-10	34	72	BA3/1	4.1	0.008
	3	-8	38	70	-8	33	71	BA2/1	6.1	< 0.001
4	1	-11	41	62				BA2/1	9.5	< 0.001
	2	-12	39	63	-10	40	66	BA2/1	9.5	< 0.001
	3	-11	39	63	-7	39	58	BA2/1	7.7	< 0.001

Anmerkungen: Aufgelistet sind die Talairach-Koordinaten (x, y, z) der aktivierten Areale pro Proband (Pb) und Messung. Die aktivierten Areale liegen alle im Bereich des Postzentralen Gyrus. Da die Brodmann-Areale (BA) nicht anhand anatomischer Markierungen differenziert werden können, wurden die Angaben in der vorliegenden Arbeit danach getroffen, ob eine größere Nähe des jeweiligen Areals zu BA4 (Zuordnung zu BA1 und 3) oder BA5 und 7 (Zuordnung zu BA2 und 1) bestand.

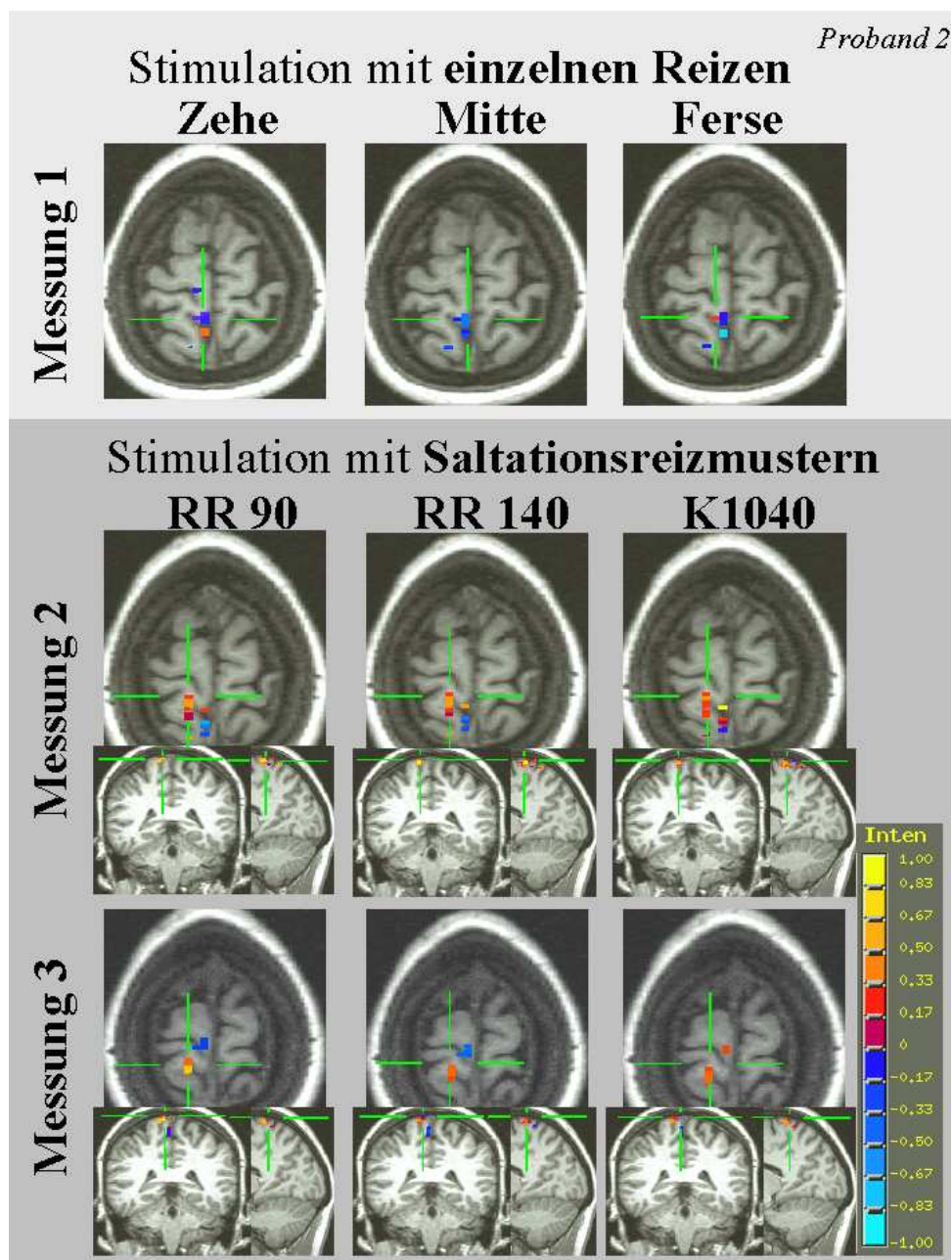


Abbildung 10.3: Ergebnisse der funktionellen Magnetresonanztomographie bei Proband 2. Veränderung der Aktivierung bei unterschiedlichen spatialen (Messung 1) und spatiotemporalen (Messung 2 und 3) Reizmustern. Dargestellt sind die β -Koeffizienten der multiplen linearen Regression im relevanten Ausschnitt im Gyrus postzentralis. Messung 1: Stimulation der Ferse, Fußmitte und der Zehenballen mit einzelnen Reizen (SS). Messung 2 und 3: Stimulation mit Reizmuster RR („reduced rabbit“; SOA S1–S2 90 und 140 ms) und K (Kontrolle; SOA S1–S2 1040 ms). Auf der rechten Seite der Grafik ist die Farbskala dargestellt mit der die Intensitäten kodiert sind. Die Farbskala (+/- 1) bezieht sich auf einen β -Bereich von +/- 0.1.

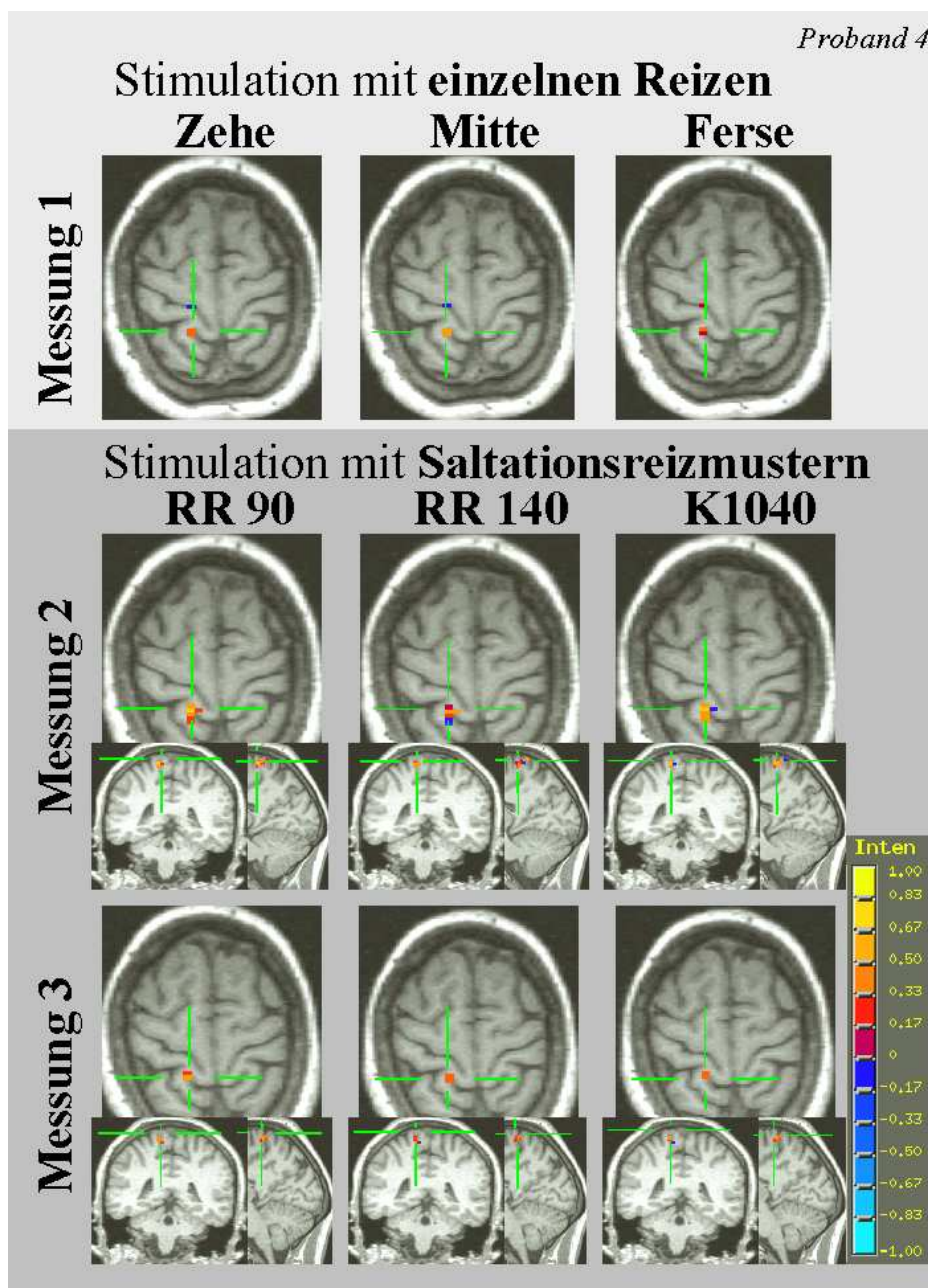


Abbildung 10.4: Ergebnisse der funktionellen Magnetresonanztomographie bei Proband 4. Veränderung der Aktivierung bei unterschiedlichen spatialen (Messung 1) und spatiotemporalen (Messung 2 und 3) Reizmustern. Dargestellt sind die β -Koeffizienten der multiplen linearen Regression im relevanten Ausschnitt im Gyrus postzentralis. Messung 1: Stimulation der Ferse, Fußmitte und der Zehenballen mit einzelnen Reizen (SS). Messung 2 und 3: Stimulation mit Reizmuster RR („reduced rabbit“; SOA S1–S2 90 und 140 ms) und K (Kontrolle; SOA S1–S2 1040 ms). Auf der rechten Seite der Grafik ist die Farbskala dargestellt mit der die Intensitäten kodiert sind. Die Farbskala (+/- 1) bezieht sich auf einen β -Bereich von +/- 0.1.

10.3.2 Spatiotemporale Effekte

Perzeptives Korrelat der Saltation

Die physikalische Distanz zwischen S0 und S2 betrug bei jeder Bedingung 135 mm. Die Distanz D1 (S0–S2) wurde von allen Probanden verkürzt wahrgenommen (s. Tab. B.37, Anhang B.6.2, S. 301). Die Schätzungen liegen zwischen 60 und 120 mm ($M = 91$ mm). Bei drei der Probanden variiert die Einschätzung von D1 in Abhängigkeit vom Reizmuster und somit in Abhängigkeit vom SOA S1–S2 (Proband 2, 3.1 und 4). D1 wird umso stärker unterschätzt, je kürzer SOA S1–S2 ist.

Ein Schätzwert > 0 bei Distanz D2 (S0–S1) zeigt an, dass eine Fehllokalisation von S1 stattgefunden hat und dass ein Saltationseffekt aufgetreten ist. Bei drei der insgesamt vier Probanden trat ein Saltationseffekt bei mindestens einem der Reizmuster RR (Proband 1, 2 und 4) auf und bei Proband 4 entgegen der Erwartung auch bei Reizmuster K (s. Tab. B.37, Anhang B.6.2, S. 301). Stimulus S1 wurde von ihnen zwischen 1 und 80 mm ($M = 52$ mm) in Richtung zu S2 fehllokalisiert. Proband 3 nahm weder bei Messung 2 noch bei Messung 3 einen Saltationseffekt wahr. Allerdings variierte bei diesem Proband zumindest bei einer Messung die Einschätzung von D1 in Abhängigkeit von SOA S1–S2.

Korrelat der Saltation im Postzentralen Gyrus

Wie im Kapitel 10.3.1 (s. Tab. 10.2, S. 209) zur Lokalisation der Aktivierungsareale berichtet, treten bei 9 der 10 Messungen, in denen spatiotemporale Reizmuster vorgegeben wurden (Messung 2 und 3), zwei distinkte Aktivierungsareale auf. Die Areale entsprechen mit hoher Wahrscheinlichkeit den beiden Reizorten auf der Ferse und den Zehenballen.

Illusionärer Reiz Obwohl zwei Aktivierungsareale beobachtet werden und das räumliche Auflösungsvermögen der Messung somit als gut zu bewerten ist, konnte bei sensorischer Saltation ein dem illusionären Reiz entsprechendes Aktivierungsareal in SI nicht nachgewiesen werden (vgl. Kap. 4.4, Hypothese 15, S. 76). Nur bei Proband 1 zeigt sich bei beiden Saltationsreizmustern bei Bedingung 1 (Messung 2) ein drittes Aktivierungsareal (s. Abb. B.17, in Anhang B.6.4, S. 303). Dieses liegt zwischen den Repräsentationsarealen von Ferse und Zehenballen. Bei diesem Proband wiederholt sich dieses Aktivierungsmuster in Bedingung 2 aber nicht, obwohl bei ihm auch in dieser Bedingung ein Saltationseffekt auftrat. Weiterhin kann für

die Position dieses Aktivierungsareals durch Messung 1 (SS) nicht bestätigt werden, dass es sich im Repräsentationsareal der Fußmitte in SI bewegt. (In den Daten von Messung 1 – Stimulation der Ferse, der Zehenballen und der Fußmitte mit einzelnen Reizen – zeigt sich bei keiner der Messungen ein distinktes Repräsentationsareal für die Fußmitte.) Bei den restlichen Messungen mit spatiotemporalen Reizmustern, in denen je ein Aktivierungsareal für die Ferse und die Zehenballen beobachtet wurde, trat ein drittes aktiviertes Areal zwischen den beiden Positionen nicht auf.

BOLD-Antworten auf die unterschiedlichen Reizmuster Wenn auch nicht wie erwartet bei sensorischer Saltation ein zusätzliches dem illusionären Reiz entsprechendes Aktivierungsareal zu beobachten ist (ausgenommen bei Proband 1), bestehen dennoch bei allen Messungen Unterschiede zwischen den BOLD-Antworten auf die verschiedenen Reizmuster (s. Abb. 10.3, Abb. 10.4 und Anhang B.6.4, S. 303ff.). Dies wird durch die Testung der Aktivierung auf Kontraste mit dem allgemeinen linearen Modell bestätigt (s. Tab. B.38, Anhang B.6.3, S. 302). Getestet wird mit diesem Verfahren, ob sich die BOLD-Antworten auf die drei Referenzfunktionen für die Reizmuster unterscheiden.

Die gefundenen Unterschiede beziehen sich hauptsächlich auf die Aktivierungshöhe. Bei 7 der 10 Messungen (Messung 2 und 3) zeigt sich mindestens bei einem der beiden Saltationsreizmuster (SOA 90 oder 140 ms) eine höhere Aktivierung als beim Kontrollreizmuster (s. Tab. 10.3). Beim überwiegenden Teil dieser Stichprobe trat in der Wahrnehmung auch ein Saltationseffekt auf oder die Reizstrecke (D1) wurde in Abhängigkeit vom SOA S1–S2 verkürzt wahrgenommen.

Bei einer Messung (Proband 4, Messung 1, s. Abb. 10.4) fiel die BOLD-Antwort auf die Reizmuster RR 90 und K 1020 höher aus, als auf das Reizmuster RR 140. Saltation trat bei diesem Proband entsprechend auch bei Reizmuster RR 90 und K 1020 (bei einem Saltationsreizmuster und dem Kontrollreizmuster) auf.

Bei den zwei restlichen Messungen findet sich jeweils eine höhere BOLD-Antwort auf das Kontrollreizmuster als auf die Saltationsreizmuster. In beiden Fällen trat kein Saltationseffekt auf.

Insgesamt sind die Antwortmuster der Probanden auf die unterschiedlichen Reizbedingungen intraindividuell einigermaßen stabil. Über die Probanden hinweg lässt sich aus diesen ersten Daten folgendes Reaktionsmuster identifizieren: Spatiotemporale Reizmuster, die in der Wahrnehmung Saltation hervorrufen, bewirken überwiegend häufig gegenüber spatiotemporalen Reizmustern, die keine Saltation her-

Tabelle 10.3: Zusammenhang zwischen Aktivierung und Saltation

Pb	Bedingung 1						Bedingung 2					
	RR 90		RR 140		K 1040		RR 90		RR 140		K 1040	
	PP	Akt.	PP	Akt.	PP	Akt.	PP	Akt.	PP	Akt.	PP	Akt.
1	S	++	S	++	NS	+	S	++	S	++	NS	-
2	S	++	S	++	NS	+	S	++	S	+	NS	-
3.1	v	++	v	++	NS	+	NS	+	NS	+	NS	++
3.2	NS	+	NS	++	NS	++	NS	++	NS	+	NS	+
4	S	++	NS	+	S	++	S	++	S	+	NS	+

Anmerkungen: Aufgelistet sind pro Proband (Pb) und Messung jeweils die perzeptiven und physiologischen Korrelate der Saltation: Psychophysikalische Daten (PP): S = Saltationseffekt aufgetreten, NS = Saltationseffekt nicht aufgetreten, v = Strecke D1 in Abhängigkeit vom SOA S1–S2 verkürzt wahrgenommen; Aktivierungshöhe (Akt.): ++ = hohe positive Aktivierung; + = relativ niedrige positive Aktivierung; - = negative Aktivierung.

vorrufen, eine höhere BOLD-Antwort. In den wenigen Fällen, in denen Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern keinen Saltationseffekt hervorruft, treten zwar ebenfalls Unterschiede in den BOLD-Antworten auf die Reizbedingungen auf. Bei diesen Messungen findet sich allerdings kein einheitliches Muster. Teils nimmt die Aktivierungshöhe mit der Länge der SOA-Intervalle zu, teils zeigt sich auch das umgekehrte Muster. Dies zeigt, dass die Aktivierungshöhe zwar kein zuverlässiger Indikator für das Auftreten von Saltation in der Wahrnehmung ist, aber umgekehrt davon auszugehen ist, dass Saltation in der Wahrnehmung begleitet ist von einer höheren Aktivierung in SI.

10.4 Diskussion

10.4.1 Spatale Effekte

Die in dieser Studie applizierten taktilen Reizmuster – einzelne Reize und spatiotemporale Reizmuster („reduced rabbit“ und Kontrollreizmuster) – rufen erwartungsgemäß eine konsistente und reliable Aktivierung im topographisch entsprechenden Areal in SI (vgl. den somatosensorischen Homunkulus von Penfield und Rasmussen, 1950; Abb. 1.1, S. 3) hervor (Hypothese 13, s. Kap. 4.4, S. 76). Reizareal war die linke Fußsohle. Aktivierung trat in der vorliegenden Studie im superioren Teil des Gyrus postcentralis in der Nähe der Fissura longitudinalis auf.

Signal-Änderungsrate Die Signal-Änderungsrate in den aktivierten Arealen liegt in Messung 1 zwischen 0.4–2.0 %. Stimuliert wurden in Messung 1 die drei unterschiedlichen Reizorte, Ferse, Zehenballen und Fußmitte, jeweils in getrennten Messblöcken mit einzelnen Stimuli mit einer Wiederholfrequenz von 1 Hz.

In Messung 2 und 3, in denen jeweils spatiotemporale Reizmuster mit drei sukzessiven Reizen vorgegeben wurden, ist die Signal-Änderungsrate im Durchschnitt etwas höher und liegt zwischen 0.5–3.1 % und 0.5–2.2 %. Von den drei Reizen der spatiotemporalen Reizmuster wurde ein Ankündigungsreiz auf die Zehenballen vorgegeben, gefolgt nach einem konstanten SOA von 1040 ms von einem zweiten Reiz ebenfalls auf die Zehenballen. Mit einem SOA zwischen 90–1040 ms wurde nach diesem Reiz ein dritter Reiz mit einer Distanz von 135 mm auf die Ferse vorgegeben.

Insgesamt scheinen die spatiotemporalen Reizmuster (Saltations- und Kontrollreizmuster) eine etwas höhere Änderungsrate als die einzelnen Reize hervorzurufen. Da die Reizanzahl innerhalb der Aufnahme eines Volumens bei allen Reizmusterklassen (einzelne Reize, Saltations- und Kontrollreizmuster) identisch ist, scheidet die Reizanzahl als Erklärung für diese Unterschiede aus. Wahrscheinlich sind sie auf die Art und Weise zurückzuführen, wie durch die experimentellen Bedingungen die Aufmerksamkeit moduliert wurde. Aufmerksamkeitsfokussierung vermag die Grundaktivität in der zerebralen Repräsentation des Reizareals zu erhöhen (Arthurs & Boniface, 2002). Da in Messung 1, in der einzelne Stimuli appliziert wurden, die Aufmerksamkeit der Probanden nicht durch eine Aufgabe explizit auf die Reize gelenkt wurde, war eine niedrigere Aktivität in dieser Stimulationsphase zu erwarten. Zudem war die Reizung sehr monoton, was ebenfalls zu einer Abnahme der Aufmerksamkeit und somit der Aktivierungshöhe führen kann. In Messung 2 und 3 hingegen schätzten die Probanden den Saltationseffekt ein, wodurch ihre Aufmerksamkeit auf die Reize gelenkt wurde und der Versuchsablauf insgesamt weniger monoton war.

Innerhalb der Stichprobe von 4 Probanden treten interindividuelle und intraindividuelle Unterschiede auf (vgl. Anhang B.6.1, Tab. B.36, S. 301). Im intraindividuellen Verlauf nimmt die Signal-Änderungsrate bei jedem Probanden, wie schon erwähnt, von Messung 1 zu 2 und 3 zu. Interindividuell zeigt sich, dass es Probanden (wie Proband 1 und 3.1) gibt, bei denen die Signal-Änderungsrate in allen drei Messungen deutlich niedriger ($< 1\%$) ist als bei den restlichen Probanden. Aus dem Vergleich der Signal-Änderungsraten von Proband 3, der an zwei Messterminen teilnahm (Proband 3.1 und 3.2), geht aber hervor, dass diese Unterschiede interindividuell nicht stabil sind, sondern vermutlich eher von variablen situativen Bedingungen abhängig

sind. Die im ersten Messtermin bei Proband 3.1 gemessene Signal-Änderungsrate ist deutlich niedriger als die im zweiten Messtermin (3.2). Einfluss nehmende situationsabhängige Bedingungen sind vermutlich alle Variablen, die die Aufmerksamkeit modulieren wie z. B. Müdigkeit.

Lokalisation der Aktivierung Die plantare Seite des Fußes wurde für die vorliegende Untersuchung als Reizort gewählt, da das Verhältnis von peripherer Fläche (Fußsohle) und Repräsentationsareal in SI relativ günstig ist. Dem Fuß entspricht den Messungen von Nakamura et al. (1998) zufolge von den Zehen bis zum Fußknöchel in SI eine repräsentative Distanz von mehreren Millimetern. Aufgrund dieses Ergebnisses wurde in der vorliegenden Arbeit angenommen, dass bei einem räumlichen Auflösungsvermögen der fMRT von ca. 2 mm jeweils für die Zehenballen und für die Ferse ein Repräsentationsareal in SI diskriminiert werden kann (vgl. Kap. 4.4, S. 76, Hypothese 14). Diese Hypothese konnte bei Präsentation einzelner Reize (jeweils auf die Ferse, Zehenballen und auf die Fußmitte) in Messung 1 nur in zwei von fünf Fällen bestätigt werden. Interessanterweise fand sich bei diesen Messungen zwar je ein Repräsentationsareal für die Ferse und die Zehenballen, ein spezifisches Repräsentationsareal für die Fußmitte konnte jedoch nicht identifiziert werden.

Möglicherweise ist dies darauf zurückzuführen, dass die Repräsentation des Fußes in SI ähnlich organisiert ist wie die der Hand. Elektrophysiologische Untersuchungen der Topographie der Handrepräsentation in SI, die von Kaas (1983) an Primaten durchgeführt wurden, demonstrieren, dass die Finger in lateraler Richtung angeordnet sind und parallel dazu die Teile der Handinnenfläche, die in der Verlängerung des jeweiligen Fingers liegen. Daher ist die Repräsentation des Fußes, anders als im Homunkulus von Penfield und Rasmussen (1950; vgl. Abb. 1.1, S. 3) dargestellt, wahrscheinlich nicht von den Zehen zur Ferse von inferior nach superior in SI in der Innenwand der Fissura longitudinalis angeordnet (bzw. je nach Lage des Repräsentationsareals auch von medial nach lateral). Sondern Zehen, Zehenballen und Teile der Fußfläche könnten von anterior nach posterior angeordnet sein und somit deutlich schwieriger zu diskriminieren.

Die Schwierigkeiten beziehen sich somit verstärkt auf die Repräsentation der Fußfläche und nicht auf die markanteren Positionen der Zehenballen und der Ferse, die in Messung 1 zumindest in zwei von fünf Fällen differenziert werden konnten. Überraschenderweise konnten bei den Messungen, in denen spatiotemporale Reizmuster vorgegeben wurden (Messung 2 und 3), deutlich häufiger diese zwei Reizorte in den

Parameterbilder diskriminiert werden. In sieben von zehn Fällen findet sich in den Parameterbildern je ein aktiviertes Areal für die Ferse und die Zehenballen. Wobei die Positionen der aktivierten Areale mit den in Messung 1 beobachteten gut übereinstimmen (s. Anhang B.6.1, Tab. B.36, S. 301).

Möglicherweise hängt dieses Ergebnis mit der weiter oben schon erwähnten unterschiedlichen Modulation der Aufmerksamkeitsbedingungen durch die spatialen und spatiotemporalen Reizmuster zusammen. Die Ausdehnung von Repräsentationsarealen bzw. die repräsentative Distanz zwischen verschiedenen Arealen in SI wird nach Braun et al. (2001) durch unterschiedliche Aufmerksamkeitsverteilung dynamisch verändert. In ihrer Studie wiesen Braun et al. (2001) nach, dass das Repräsentationsareal der Hand eine geringere Ausdehnung hat, wenn die Aufmerksamkeit auf die gesamte Hand verteilt ist. Demgegenüber nimmt die Ausdehnung des Repräsentationsareals (gemessen als Distanz zwischen 2. und 4. Finger) der Hand zu, wenn die Probanden ihre Aufmerksamkeit auf einen einzigen Finger richten. Möglicherweise ist diese Zunahme der Ausdehnung auf eine stärkere Abgrenzung des fokussierten Fingers von den benachbarten Fingern und/oder auf eine größere Repräsentation dieses Fingers zurückzuführen.

In der vorliegenden Studie zeigt sich scheinbar der umgekehrte Fall. In Messung 1, in der jeweils nur ein Reizort (Ferse Zehenballen, Fußmitte) innerhalb der Aufnahme eines Volumens stimuliert wurde und daher die Probanden ihre Aufmerksamkeit auf diesen einen Reizort fokussieren konnten, ist die räumliche Ausdehnung des Repräsentationsareals deutlich geringer, so dass in den meisten Fällen Aktivierung im Repräsentationsareal der Zehenballen und der Ferse mit der fMRT nicht mehr differenziert werden kann. In den Messungen 2 und 3 hingegen wurde innerhalb der Aufnahme eines Volumens jeweils Ferse und Zehenballen stimuliert und aufgrund der Aufgabenstellung muss angenommen werden, dass die Probanden ihre Aufmerksamkeit auf beide Reizorte gleichzeitig fokussierten. Von den Probanden wurde jeweils eine Distanzschätzung zwischen den Reizen an der Ferse und den Zehenballen verlangt. Trotzdem kann bei diesen Messungen in der Mehrheit der Fälle je ein Aktivierungsareal für die Zehenballen und eines für die Ferse beobachtet werden.

Verschiedene Erklärungsmöglichkeiten bieten sich an, die allerdings mit den vorliegenden Daten nicht geprüft werden können. Zum einen ist es möglich, dass während der Präsentation einzelner Stimuli in Messung 1 die Probanden das jeweilige Reizareal nicht, wie angewiesen, aufmerksam beobachteten, was zu einer kleineren Repräsentation dieses Areals führte. Die auf beide Reizorte verteilte Aufmerksamkeit in

Messung 2 und 3, bei Präsentation spatiotemporaler Reizmuster und Einschätzung des Saltationseffekts, führt demgegenüber also zu einer größeren Repräsentation des gereizten Areals in SI. Zum anderen könnte die Größe der Repräsentation des gereizten Areals auch mit der Aufgabe selbst variieren, was ebenfalls eine sehr plausible Erklärung ist und zudem den eben erwähnten generellen Aufmerksamkeitseffekten nicht widerspricht. In Messung 1 wurden die Probanden angehalten auf die Reize zu achten und ihre Aufmerksamkeit auf das Reizareal zu richten. Diese Aufgabe erfordert wenig Kapazität, weswegen es relativ wahrscheinlich ist, dass auch im neuronalen Netz eine weniger ausgedehnte Repräsentation des Reizareals ausreichend ist, um sie zu bewältigen. In Messung 2 und 3 hingegen erfordert die Aufgabe eine Positionsbestimmung der Reize. Diese anspruchsvollere Aufgabe könnte im Sinne von Ressourcenaktivierung auch eine ausgedehntere kortikale Repräsentation des Reizareals bewirken.

10.4.2 Spatiotemporale Effekte

Auftreten des Saltationseffekts

In der Wahrnehmung der Probanden trat der Saltationseffekt bei insgesamt sechs von zehn Messungen auf. Vorgegeben wurden spatiotemporale Reizmuster der Klasse „reduced rabbit“ und „Kontrolle“ mit jeweils drei Reizen. Der Ankündigungsreiz (S0) bei den spatiotemporalen Reizmustern wurde auf die Zehenballen vorgegeben, gefolgt nach einem konstanten SOA (1040) an der gleichen Position von einem weiteren Reiz (S1). Nach diesem folgte bei den Saltationsreizmustern mit einem SOA zwischen 90 und 140 ms der dritte Reiz (S2) auf der Ferse. Beim Kontrollreizmuster wurde dieser Reiz ebenfalls auf die Ferse appliziert, jedoch nach einem langen SOA von 1040 ms. Schätzten die Probanden die Distanz zwischen S0 und S2 (D1) größer ein als die Distanz zwischen S1 und S2 (D2), muss ein Saltationseffekt aufgetreten sein, bei dem mindestens einer der beiden Reize fehllokalisiert wurde.

Wie erwartet tritt der Saltationseffekt in der Regel bei den spatiotemporalen Reizmustern mit den kurzen SOA-Intervallen zwischen S1 und S2 (90, 140 ms) auf, wohingegen eine Fehllokalisation von S1 bei den Kontrollreizmustern mit langem SOA S1–S2 (1040 ms) nicht auftritt. Dies entspricht den erwarteten Ergebnissen (s. Kap. 4.1, S. 70, Hypothese 1).

Alle 4 Messungen, in denen ein Saltationseffekt nicht auftrat, sind auf Proband 3 zurückzuführen, der an zwei Messterminen mit je 2 Messungen (Bedingung 1 und 2)

teilgenommen hatte. Zumindest bei einer dieser Messungen (Proband 3.1, Messung 2) trat aber trotzdem eine vom SOA zwischen S1 und S2 abhängige integrative Verarbeitung der Reize auf (s. Tab. 10.3, S. 214). Der Proband unterschätzte die Distanz zwischen S0 und S2 (D1) um so stärker, je kürzer das SOA zwischen S1 und S2 war. Bei allen anderen drei Messungen (der gleichen Person) trat weder eine vom SOA abhängige Unterschätzung von D1 noch von D2 (Saltationseffekt) auf. Der Proband gab in der Nachbefragung an, dass sich die Reize auf den Zehenballen und der Ferse charakteristisch von Reizen auf der Fußmitte unterschieden. Daher habe er die Reizposition aufgrund der Qualität der Reize den Zehenballen oder der Ferse zuordnen können.

Zusätzlich konnten aufgrund von technischen Gegebenheiten in der MRT-Studie nur suboptimale Reizbedingungen zur Herstellung des Saltationseffekts verwendet werden. Wie aus den Diskussionen der psychophysikalischen Studien (der beiden Vorstudien und Hauptstudien 1 und 2) und einer Studie von Geldard und Sherrick (1978, S. 3f.) hervorgeht, wird die Wahrscheinlichkeit des Auftretens eines Saltationseffekts durch kurze rechteckförmige Reize (20 ms) erhöht, wohingegen die Wahrscheinlichkeit bei längeren (40 ms) gedämpft verlaufenden Reizen deutlich sinkt. Da die Magnetventile, mit denen die einzelnen taktilen Reizgeber angesteuert wurden, vom Magnetfeld des Tomographen gestört werden, wurden sie in der vorliegenden Studie in einem Nebenraum untergebracht (s. experimentellen Aufbau in Kap. 5.2.2, S. 92). Durch diese Maßnahme bestand zwischen Magnetventilen und Reizgebern ein Abstand von mehreren Metern und die Länge der Druckluftzuleitung lag daher bei 7 m. Bei dieser Zuleitungslänge wird der Stimulusverlauf erheblich gedämpft und die Reizgeber sprechen zudem erst ab einer Reizdauer von 40 ms an (vgl. Abb. 5.2, Kap. 5.1.1, S. 82).

Zerebrale Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster

Ausgehend vom neuronalen Netzwerkmodell von Wiemer und seinen Kollegen (2000) wurde erwartet, dass die zeitlichen Aspekte der Reizmuster in ein räumliches Aktivierungsmuster umgesetzt werden, bei dem die zeitlich assoziierten Reize räumlich enger beieinander repräsentiert werden (Hypothese 15, s. Kap. 4.4, S. 76). Im günstigsten Fall sollte bei vorhandener Differenzierung zwischen den Reizorten auf den Zehenballen und der Ferse bei Vorgabe der Saltationsreizmuster ein drittes Aktivierungsareal für den „illusionären Reiz“ auftreten.

Illusionärer Reiz Diese Annahme wird durch die vorliegenden Daten nicht bestätigt. In keiner der Messungen (evtl. mit Ausnahme von Proband 1, Messung 1), in denen Saltation auftrat, wird ein distinktes Areal für den fehllokalisierten Reiz beobachtet. Auch eine systematische Veränderung der Distanz zwischen den repräsentativen Arealen für Ferse und Zehenballen in Abhängigkeit kann nicht nachgewiesen werden.

Da in Messung 1 bei Stimulation mit einzelnen Reizen kein spezifisches Repräsentationsareal für den mittleren Teil des Fußes beobachtet wurde (s. Kap. 10.4.1, S. 214), ist das Fehlen eines distinkten Aktivierungsareals, das den fehllokalisierten Reiz repräsentiert, möglicherweise auf die Topographie des Repräsentationsareals des Fußes in SI zurückzuführen. Zusätzlich könnte zudem das Auflösungsvermögen der fMRT auch bedingt durch die verwendete Messesequenz nicht ausreichen, um Areale in der Fußmitte von der Ferse oder den Zehenballen zu differenzieren.

Weiterhin muss natürlich in Betracht gezogen werden, dass die aus dem Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) gezogenen Schlussfolgerungen bezüglich der Repräsentation von spatiotemporalen Reizmustern in SI nicht zutreffen könnten (s. Kap. 3.4.1, S. 61). Möglicherweise findet die integrative Verarbeitung bei spatiotemporalen Reizen auf einer SI übergeordneten Ebene wie z. B. SII statt. In der vorliegenden Studie kann nicht entschieden werden, welche dieser Möglichkeiten zutrifft.

In nachfolgenden Studien sollte daher unbedingt auch SII und posterior parietale Kortexgebiete (BA5 und 7) in die Untersuchung eingeschlossen werden. Weiterhin müssen in Studien zur zerebralen Repräsentation des Saltationsphänomens, aufgrund des räumlich begrenzten Auftretens des Effektes (saltatorisches Areal), die Bemühungen um eine Verbesserung des räumlichen Auflösungsvermögens verstärkt werden. Mit geeigneten Stimulations- und Messtechniken (vgl. Servos et al., 1998) sollte es gelingen ein Auflösungsvermögen $< 2\text{ mm}$ zu erreichen. In diesem Zusammenhang ist auch die Auswahl des Reizareals zu erwähnen. Diese sollte in nachfolgenden Studien anhand intensiver hochaufgelöster topographischer Studien vorgenommen werden.

Kontraste zwischen den BOLD-Antworten Zwar konnte die Annahme bezüglich der zerebralen Repräsentation sensorischer Saltation, nämlich dass ein zusätzliches den illusionären Reiz repräsentierendes Aktivierungsareal auftritt, nicht bestätigt werden. Bei allen Messungen in denen die unterschiedlichen spatiotemporalen Reiz-

muster („reduced rabbit“ und Kontrolle) vorgegeben wurden, sind jedoch deutliche Unterschiede in den BOLD-Antworten auf die Reizmuster festzustellen.

Die Unterschiede in den BOLD-Antworten auf die unterschiedlichen Reizmuster sind intraindividuell stabil. Über alle Probanden hinweg zeichnet sich ebenfalls ein einheitliches Muster ab. Insgesamt rufen in der Mehrzahl der Fälle (7 von 10) die Saltationsreizmuster eine höhere Aktivierung hervor als das Kontrollreizmuster. Beim überwiegenden Teil dieser Fälle trat bei den Saltationsreizmustern in der Wahrnehmung auch eine Fehllokalisation von S1 oder eine vom Zeitintervall abhängige Unterschätzung der Distanz zwischen S0 und S2 auf (s. Tab. 10.3, S. 214).

In den Fällen, in denen kein Saltationseffekt auftrat, ist bezüglich der Aktivierungshöhe kein einheitliches Muster festzustellen. Zum Teil ist trotzdem auf die Saltationsreizmuster eine höhere Aktivierung als auf das Kontrollreizmuster zu beobachten, zum Teil zeigt sich aber auch das umgekehrte Bild, d. h. die Aktivierungshöhe scheint somit nicht nur abhängig vom Zeitverlauf der Stimulation zu sein. Ansonsten müsste sich unabhängig vom Auftreten des Saltationseffekts immer eine höhere Aktivierung auf die Saltationsreizmuster mit kurzen SOA ($\text{SOA S1-S2} = 90$ und 140 ms) gegenüber dem Kontrollreizmuster ($\text{SOA S1-S2} = 1040 \text{ ms}$) zeigen.

Daher lässt sich aus den vorliegenden Daten, in Anbetracht der relativ geringen Fallzahlen zunächst vorläufig, die folgende Schlussfolgerung ziehen: Die Aktivierungshöhe ist zwar kein spezifischer Indikator für das Auftreten eines Saltationseffekts, da eine höhere BOLD-Antwort auch auf spatiotemporale Reizmuster gezeigt werden kann, die keine Saltation hervorrufen. Wohl aber scheint das Auftreten eines Saltationseffekts in den meisten Fällen von einer höheren Aktivierung begleitet zu sein. Diese stellt somit mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Grundvoraussetzung zur Wahrnehmung dieses Effektes dar. Möglicherweise sind die Veränderungen in der Aktivierungshöhe in Abhängigkeit vom Auftreten des Saltationseffekts und vom Reizmuster auf zeitliche und räumliche Summationsprozesse zurückzuführen, die im Netzwerkmodell von Cunningham und Waxman (1994) zur Erklärung spatiotemporaler Phänomene wie der Scheinbewegung und der Saltation (s. Kap. 3.4.1, S. 61) herangezogen werden. Auch der im Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) angenommene Prozess der durch den ersten Reiz ausgelösten sich wellenförmig ausbreitenden Voraktivierung, in die das Aktivierungsmaximum des nachfolgenden Reizes verlagert wird (s. Kap. 2.1.5, S. 13), könnte im Rahmen summativer Verarbeitung (mit anschließender Kontrastverschärfung) interpretiert werden. In diesem Sinne steht das vorliegende Ergebnis ebenfalls in Einklang mit dem Netzwerkmodell von

Wiemer et al. (2000).

Die Untersuchung der zerebralen Repräsentation spatiotemporaler Illusionen erhält ihre Bedeutung auf der Grundlage von Studien zur neuronalen Plastizität im Rahmen von Körperwahrnehmungsstörungen. Die Topographie der taktilen Karte wird moduliert durch die zeitliche Abfolge der Reizmuster. Die in der Peripherie als Saltationseffekt auftretende wahrgenommene Ortsverschiebung eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Stimulus (Saltationseffekt) findet in der kortikalen Karte ihre Entsprechung (Wiemer et al., 2000). Die psychophysikalische Kennlinie des Zusammenhangs spiegelt die Ausdehnung sensorischer Felder in SI wider (saltatorische Areale) und kann daher zur Untersuchung und Quantifizierung der Veränderungen dieser Felder herangezogen werden. Diese psychophysikalische Kartierung dient wiederum als Außenkriterium für die zerebralen Karten, zu der ein direkter Bezug besteht. Da der Saltationseffekt innerhalb der taktilen Wahrnehmung in unterschiedlichen Modalitäten (mechanoseptiv, thermisch und vermutlich auch nozizeptiv) auftritt, besteht die Möglichkeit einer modalitätsspezifischen vergleichenden Kartierung in SI, die insbesondere bei Patienten mit Schmerzstörungen zur Aufklärung zentraler Sensibilisierungsmechanismen beitragen könnte.

10.4.3 Zusammenfassung

Alle in dieser fMRT-Studie vorgegebenen taktilen Reizmuster – einzelne Reize und spatiotemporale Reizmuster („reduced rabbit“ und Kontrolle) – rufen eine reliable und konsistente Aktivierung im entsprechenden Repräsentationsareal in SI hervor. Die zwei 135 mm voneinander entfernten Reizorte (Zehenballen und Ferse) können in den meisten Fällen in den Parameterbildern diskriminiert werden, ein spezifisches Aktivierungsareal für den Reizort auf der Fußmitte jedoch nicht.

Bei Vorgabe von spatiotemporalen Reizmustern der Klasse „reduced rabbit“ trat in der Wahrnehmung wie erwartet im überwiegenden Teil der Messungen ein Saltationseffekt auf. Bei der zerebralen Repräsentation dieses Saltationsphänomens in SI wurde in Anlehnung an das neuronale Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) erwartet, dass ein dem illusionären Reiz entsprechendes Aktivierungsareal auftritt. Diese Annahme wurde nicht bestätigt. Es zeigen sich aber deutliche Veränderungen bezüglich der Aktivierungshöhe in Abhängigkeit von den Reizmustern, die auf summativen Verarbeitungsprozesse hinweisen, die wiederum auch in Einklang mit dem Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) stehen.

11 Zusammenfassende Diskussion und Ausblick

Die Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche ist eine Funktion ihrer räumlichen und zeitlichen Anordnung. Diese raum-zeitliche Interaktion in der Wahrnehmung ist die Grundlage verschiedener Illusionen wie des Saltationsphänomens, das in der vorliegenden Arbeit untersucht wurde. Bei dieser taktilen Illusion wird die Position eines Reizes örtlich verschoben wahrgenommen, wenn ihm zeitnah ein räumlich entfernter Reiz folgt (Geldard & Sherrick, 1972). Die Verschiebung in Richtung des zweiten Reizes ist umso größer, je kürzer das Zeitintervall zwischen den beiden Reizen ist (< 500 ms). Diese Illusion kann als perzeptives Korrelat der kortikalen Verarbeitungsmechanismen spatiotemporaler Information angesehen werden, bei denen die Anordnung von Reizen im Kortex abhängig von deren zeitlicher Abfolge ist (Wiemer et al., 2000).

Die Topographie der taktilen Karte im primären somatosensorischen Kortex (SI), die durch die elektrophysiologischen Studien von Penfield und Rasmussen (1950) unter dem Begriff des somatosensorischen Homunkulus bekannt geworden ist, adaptiert dynamisch an den Zeitverlauf der Stimulation. Die dynamische Anpassung des neuronalen Netzwerkes an den Verlauf der Stimulation bildet die Grundlage für kurzfristige und längerfristige plastische Veränderungen der kortikalen Topographie und ermöglicht so eine Anpassung auch des erwachsenen Gehirns an veränderte oder erhöhte Anforderungen. Solche Veränderungen finden sich z. B. bei blinden Brailleschrift-Lesern. Bei ihnen weist der Lesefinger ein vergrößertes Repräsentationsareal in SI auf (Rauschecker, 1995). Dabei führt die Adaptivität der kortikalen Karte nicht nur zu einer Erhöhung des Funktionsniveaus, z. B. zu einer verbesserten Zweipunktschwelle, sondern sie kann auch dysfunktionale Folgen haben. Beispielsweise wird das Auftreten von fokaler Dystonie in den Händen bei Pianisten oder anderen Musikern, deren Beruf sich durch schnell aufeinander folgende Fingerbewegungen und daher auch sensorische Stimulation der Finger auszeichnet, auf sti-

mulusinduzierte plastische Veränderungen des somatosensorischen und motorischen Kortex zurückgeführt (Blake et al., 2002).

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Bedingungen des Auftretens integrativer spatiotemporaler Verarbeitungsprozesse zu spezifizieren und adaptive Veränderungen des taktilen Wahrnehmungsraums und der Topographie in SI aufgrund spatiotemporaler taktiler Stimulation nachzuweisen.

Zu diesem Zweck wurde zunächst eine fMRT-taugliche Experimentierumgebung aufgebaut und getestet (Vorstudien 1 und 2). Im Vordergrund stand das Ziel die Ergebnisse von Geldard & Sherrick (1972) zum Saltationseffekt zu replizieren.

Mit einem Punktlokalisationsverfahren, bei dem die insgesamt 65 gesunden Probanden jeweils auf die Position des wahrgenommenen Reizortes auf dem Unterarm deuteten, wurde dann untersucht wie spatiale und spatiotemporale Reizmuster im Wahrnehmungsraum angeordnet werden (Hauptstudie 1).

In einer weiteren psychophysikalischen Studie standen überdauernde Veränderungen der Topographie der taktilen Karte durch repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern im Vordergrund (Hauptstudie 2).

Abschließend wurde eine Untersuchung der Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster und der saltatorischen Reizverschiebung in SI mit der fMRT durchgeführt (Hauptstudie 3).

11.1 Perzeptive Repräsentation spatialer Reizmuster

Obwohl in der vorliegenden Arbeit die Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster im Vordergrund stand, wurde auch eine Kartierung des Reizareals (Unterarm) mit spatialen Mustern durchgeführt. Dadurch können konstante Verzerrungen bei der Anordnung von Reizen auf der Körperoberfläche von solchen getrennt werden, die auf die zeitliche Abfolge der Stimulation zurückzuführen sind.

Die taktile Karte wies bei der Darbietung spatialer Muster (Reize an verschiedenen Reizorten) wie erwartet deutliche Verzerrungen auf. Reize auf dem Unterarm werden systematisch in Richtung der anatomischen Markierungspunkte – Hand- oder Ellenbogengelenk – fehllokalisiert (s. Hauptstudien 1 und 2). Der Lokalisationsfehler ist um so größer, je weiter der Reizort von den anatomischen Markierungspunkten (Hand- und Ellenbogengelenk) entfernt ist, während Reize in ihrer Nähe nur wenig fehllokalisiert werden. Das Ellenbogengelenk hat einen größeren Einflussbereich als das Handgelenk. Der Lokalisationsfehler nahm in den vorliegenden Studien (Haupt-

studien 1 und 2) in Richtung des Ellenbogens deutlich früher und schneller ab als in Richtung des Handgelenks. Wahrscheinlich übt das Gelenk auf die Repräsentation von Reizen immer in die Richtung den größten Effekt aus, in der auch die Bewegung des Gelenkes auf die Stellung des Körpergliedes einen Einfluss ausübt.

Auf den Einfluss anatomischer Markierungspunkte auf die Repräsentation von taktilen Reizen im Wahrnehmungsraum wiesen schon Vierordt (1870) und Green (1982) hin. Der geringere Fehler in der Nähe der Gelenke und die Tendenz, Reize in der Mitte des Unterarms stark zum einen oder anderen Gelenk hin zu lokalisieren, ist mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine stärkere kortikale Repräsentation der Gelenke zurückzuführen. Die Rezeptoren der Haut in der Nähe der Gelenke spielen eine wichtige Rolle bei der Wahrnehmung der Stellung der Gelenke (Cohen, Prud'Homme & Kalaska, 1994). Die Stellung der Gelenke wiederum ist von herausragender Bedeutung für die Wahrnehmung der Position des Körpers im Raum und daher auch für die Anordnung von Reizen im Wahrnehmungsraum. Vierordt (1870) stellte eine Zunahme des räumlichen Auflösungsvermögens der Haut von proximal nach distal fest, bei gleichzeitiger Zunahme der Freiheitsgrade in der Beweglichkeit der Gelenke (auf den oberen Extremitäten). Vor diesem Hintergrund lässt sich auch erklären, warum das Ellenbogengelenk auch in den vorliegenden Untersuchungen einen größeren Einflussbereich auf dem Unterarm hat als das Handgelenk.

In der perzeptiven spatialen Karte spiegelt sich daher zum einen die räumliche Auflösung der kortikalen Karte in SI wider und zum anderen zeigt sich, dass selbst punktuelle Ausschnitte aus dem taktilen Wahrnehmungsraum (wie einzelne Reize) immer im Gesamtzusammenhang des Körperschemas interpretiert werden.

Weitere Untersuchungen, in denen z. B. die Annahme über die Einflussrichtung der Gelenke auf die Lokalisationsleistung durch eine ausführlichere Kartierung beidseits der Gelenke geprüft werden oder der Einfluss der Stellung der Gelenke auf die Anordnung von Reizen auf den zugehörigen Extremitäten mit einbezogen wird, könnten einen weiteren Beitrag zur Aufklärung der Art und Weise leisten, wie propriozeptive und taktile Informationen integriert werden.

11.2 Perzeptive Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster

11.2.1 Dynamische Effekte

In den vorliegenden Studien wurde der Saltationseffekt (Geldard, 1975) repliziert. Die Verschiebung des subjektiv wahrgenommenen Reizortes eines Stimulus ist umso ausgeprägter, je kürzer das Zeitintervall zu dem nachfolgenden räumlich entfernten Reiz ist.

Eine integrative Verarbeitung der zwei räumlich getrennten Reize tritt in einem Zeitbereich bis 500 ms auf (Hauptstudie 2). Über diesen Zeitbereich hinaus findet sich jedoch entgegen der Annahme kein Hinweis auf eine segregative Verarbeitung der beiden zeitlich assoziierten Reize, d. h. eine Überschätzung der Distanz zwischen den beiden aufeinander folgenden Reize wurde zu keinem Zeitpunkt beobachtet. Demgegenüber findet eine relativ konstante Kompression des gesamten Reizareals in der Wahrnehmung unabhängig vom Zeitverlauf der Stimulation statt.

In den Studien zeigen sich sehr deutlich große interindividuelle Unterschiede bezüglich der Form der Saltationskennlinien – Zusammenhang zwischen der wahrgenommenen Ortsverschiebung eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu einem nachfolgenden räumlich getrennten Reiz – und bezüglich des Zeitbereichs, innerhalb dessen der Saltationseffekt bei den Probanden auftritt. Darin spiegeln sich individuelle Unterschiede der Integrationszeiten wider.

Zeitverlauf integrativer Verarbeitung Der Zeitbereich, innerhalb dessen in der vorliegenden Studie der Saltationseffekt ausgelöst wird, reicht über den von Geldard und Sherrick (1972) berichteten Bereich hinaus. Daher sind die Saltationskennlinien in dieser Arbeit verglichen mit denen von Geldard und Sherrick flacher.

Vermutlich sind für dieses Ergebnis methodische Unterschiede verantwortlich, welche die Repräsentation des Reizareals im Wahrnehmungsraum verändern. In der vorliegenden Studie nahmen die Probanden die Schätzungen der Reizpositionen ausschließlich an der taktilen Repräsentation des Reizareals orientiert vor (da die Reizgeber für die Probanden nicht sichtbar waren), während bei Geldard (1975) die für die Probanden sichtbaren Reizgeber als visuelle Anker für die Repräsentation des Reizareals dienten (Geldard & Sherrick, 1986). Die visuelle Verankerung des Reizareals beeinflusst die Ausdehnung der taktilen Repräsentation und mit hoher

Wahrscheinlichkeit auch der kortikalen Repräsentation des Reizareals (Pavani et al., 2000), was zu einem veränderten Zeitverlauf integrativer Verarbeitung innerhalb dieses Reizareals führt.

Dynamisches neuronales Netzwerk Der in der vorliegenden Arbeit nachgewiesene Zeitbereich integrativer Verarbeitung überschreitet auch den von Wiemer und Kollegen (2000) im neuronalen Netzwerkmodell angenommenen Zeitbereich bezüglich kortikaler integrativer Verarbeitungsmechanismen erheblich. Den Autoren zufolge kann das Saltationsphänomen als perzeptives Korrelat eines dynamischen neuronalen Verarbeitungsmechanismus angesehen werden, bei dem Information über die zeitliche Abfolge eines Reizmusters in räumliche Information transformiert wird. Bei kurzen Zeitintervallen findet eine integrative Verarbeitung statt und bei langen Zeitintervallen eine segregative.

Bezüglich segregativer neuronaler Verarbeitungsmechanismen und ihrem perzeptiven Korrelat widersprechen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit den Annahmen Wiemers und Kollegen (2000). In den vorliegenden Studien finden sich nur Hinweise auf integrative Verarbeitungsmechanismen (Saltationseffekt). Eine dynamische Anpassung der taktilen Karte an spatiotemporale Reizmuster scheint nur in Richtung einer Verkleinerung der Karte aufzutreten.

Unterschiedliche Erklärungsmöglichkeiten sind denkbar. In der vorliegenden Studie wurden Saltationsreizmuster mit langen (> 500 ms) und kurzen Zeitintervallen (< 500 ms) in randomisierter Reihenfolge vorgegeben, wodurch möglicherweise die segregativen Verarbeitungsprozesse durch die integrativen gehemmt wurden (wobei ein umgekehrter Effekt offensichtlich nicht auftrat). Die Saltationsreizmuster mit kurzen Intervallen führten zu einer Verminderung der wahrgenommenen Distanz zwischen den Reizen und zu einer überdauernden Veränderung der perzeptiven Repräsentation des Reizareals, wodurch möglicherweise eine segregative Verarbeitung verhindert wurde.

Diese Annahme muss in einer nachfolgenden Untersuchung unter ausschließlicher Verwendung von Saltationsreizmustern mit langen Zeitintervallen (> 500 ms) überprüft werden. Warum die Saltationsreizmuster mit langen Zeitintervallen umgekehrt keinen Einfluss auf die Verarbeitung von Saltationsreizmustern mit kurzen Intervallen hatten, bleibt bei diesem Erklärungsansatz offen, ließe sich jedoch durch die Ergänzung der Annahme aufgabenbedingter Aufmerksamkeitseffekte erklären. Aufgabe der Probanden war es, die Position der Reize in den Saltationsreizmustern ein-

zuschätzen. Kilgard und Merzenich (1995) gehen davon aus, dass bei dieser Aufgabe zunächst eine Distanzschätzung vorgenommen wird und in einem zweiten Schritt die Reize positioniert werden. Für die zerebrale Verarbeitung würde dies bedeuten, dass unabhängig von der integrativen Verarbeitung in Abhängigkeit vom Zeitverlauf der Stimulation (Saltationseffekt), die Repräsentation beider Reize innerhalb enger kortikaler Grenzen von Vorteil wäre (Sterr et al., 1998).

Möglich wäre aber auch, dass dynamische segregative Prozesse in der von Wiemer et al. (2000) angenommenen Form nicht stattfinden oder zumindest über die in der vorliegenden Studie untersuchte Distanz hinweg nicht auftreten. Zieht man die zeitabhängige Verminderung des kortikalen Erregungszustandes in Betracht, wird die Rolle der Distanz bei segregativen (auch bei integrativen Prozessen) deutlich. Wiemer und Kollegen nehmen an, dass der erste Reiz im neuronalen Netz Voraktivierung auslöst, die sich wellenförmig ausbreitet. Diese moduliert die neuronale Aktivität, die auf einen nachfolgenden Reiz folgt. Die Voraktivierung nimmt mit zunehmender räumlicher und zeitlicher Entfernung von ihrem Ursprung ab und übt daher in der zeitlichen wie auch in der räumlichen Dimension zunehmend weniger Einfluss aus.

Weitere Untersuchungen bezüglich des Auftretens segregativer Verarbeitungsprozesse sind notwendig. Sie sind wichtig im Hinblick auf die Therapie von Störungen, bei denen davon ausgegangen wird, dass integrative plastische Veränderungen der kortikalen Repräsentation ursächlich und daher segregative Prozesse zur Therapie wünschenswert sind (z. B. bei fokaler Dystonie).

Spezifikation des Netzwerkes Die in der Peripherie als Saltationseffekt auftretende wahrgenommene Ortsverschiebung eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Stimulus (Saltationseffekt) findet in der kortikalen Karte ihre Entsprechung (Wiemer et al., 2000). Die psychophysikalische Kennlinie des Zusammenhangs spiegelt die Ausdehnung sensorischer Felder in SI wider (saltatorische Areale).

Die Netzwerktheorie von Wiemer und seinen Kollegen (2000), in der die Topographie des neuronalen Netzwerkes durch die räumliche und die zeitliche Anordnung der Reize bestimmt wird, impliziert eine isotrope gleichmäßige Fläche, die so sicherlich nicht besteht. Daher wäre es interessant, die aus dieser Annahme entstehenden Implikationen zu untersuchen. Beispielsweise müsste der Saltationseffekt auf Grundlage dieses Modells zwischen kortikal benachbarten Regionen auftreten, auch wenn

diese in der Peripherie nicht benachbart sind (Hand und Lippe). Untersucht wurde dies bisher noch nicht.

Mit der psychophysikalischen Kennlinie des Saltationseffekt ist es möglich, die funktionelle Topographie des neuronalen somatosensorischen Netzwerkes zu spezifizieren und Verbindungsstärke, Überlappung und Grenzen zwischen funktionellen topographischen Einheiten im primären somatosensorischen Kortex abzubilden.

Interindividuelle Differenzen In den interindividuellen Unterschieden bezüglich Form und Zeitbereich der Saltationskennlinien, die aus den Ergebnissen der vorliegenden Studien deutlich hervorgehen, spiegeln sich individuelle Unterschiede der Integrationszeiten wider. Sie sind nach Merzenich et al. (1993) ein wichtiger Faktor bei der Erklärung einer individuellen Vulnerabilität zur Entwicklung von Störungen wie z. B. der Dyslexie.

Vermutlich weisen chronische Schmerzpatienten, bei denen eine dysfunktional veränderte kortikale Karte in SI vorliegt (Flor & Elbert, 1998), gegenüber gesunden Kontrollprobanden abweichende Integrationszeiten auf. Mit der Bestimmung der individuellen Saltationscharakteristiken bestünde demzufolge die Möglichkeit, „gefährdete“ Personen zu identifizieren und daraus präventive Maßnahmen abzuleiten.

11.2.2 Mittelfristige Effekte

In der vorliegenden Arbeit wurde bezüglich der integrativen Verarbeitung taktiler Reize deutlich, dass eine Adaptation des Wahrnehmungsraums nicht nur dynamisch in Abhängigkeit vom Zeitintervall auftritt (dynamischer Effekt, Saltation), sondern repetitive Stimulation auch mittelfristige Effekte hat, die in Abhängigkeit von der Reihenfolge, in der die unterschiedlichen Saltationsreizmuster präsentiert werden, auftritt (Hauptstudie 2). Die wahrgenommene Distanz zwischen den beiden zeitlich aufeinander folgenden Reizen nimmt im Verlauf repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern zunehmend ab. Dieser Anpassungsprozess erfolgt dabei in Orientierung an die jeweils vorangegangenen Reizmuster. Dabei spielt die Abfolge der Saltationsreizmuster mit den unterschiedlichen Zeitintervallen eine große Rolle. Die Kompression des Wahrnehmungsraums orientiert sich immer am vorangegangenen Extremwert. Mit jedem neuen kürzeren Zeitintervall wird der Wahrnehmungsraum weiter komprimiert und alle folgenden Reizmuster in diesem Raum angeordnet. Anscheinend findet eine Kalibrierung des Systems durch die Extremwerte statt. Die Anpassung des Systems an die Eckwerte der momentan ankommenden Reize führt

zu schnellen Veränderungen, die zeitlich begrenzt so lange anhalten, wie ähnliche Reizmuster vorgegeben werden.

Ein solcher Verarbeitungsmechanismus erlaubt dem System eine schnelle optimale Anpassung an die momentanen Reizgegebenheiten. Diese Anpassung der Karte an die jeweiligen Extremwerte erhöht vermutlich kurzfristig das räumliche Auflösungsvermögen des Netzwerkes und verbessert so in diesem Bereich die Informationsverarbeitung. Hinweise auf adaptive ressourcenorientierte Prozesse in SI geben Braun et al. (2001), die nachweisen, dass Aufmerksamkeitsprozesse Einfluss auf die Topographie in SI haben.

Der in der vorliegenden Arbeit beobachtete Anpassungsprozess bildet möglicherweise einen Indikator für die „Elastizität“ des neuronalen Netzwerkes. Der Begriff Elastizität wird an dieser Stelle verwendet, um diesen Kalibrierungsprozess, bei dem das neuronale Netzwerk schnell wieder in die Ausgangslage zurückkehrt, abzugrenzen von längerfristigen plastischen Veränderungen, bei denen das neuronale Netzwerk nicht unmittelbar wieder in den Ausgangszustand zurückkehrt.

Vermutlich lassen sich über unterschiedliche Zeitverläufe bei diesem Anpassungsprozess (sowohl im Anstoßen der Adaptation wie auch bei der Rückkehr zum Ausgangspunkt) interindividuelle Unterschiede in der Vulnerabilität zur Entwicklung von Störungen erklären, bei denen eine dysfunktionale Anpassung des Systems angenommen wird. Denkbar wäre, dass Störungen, bei denen Körpersensationen in den Fokus der Aufmerksamkeit rücken (z. B. bei Angststörungen der Herzschlag oder bei somatoformen Störungen Schmerzen), auch darauf zurückzuführen sind, dass sich nach aufmerksamkeitsbedingt erfolgter Adaptation der Repräsentation im somatosensorischen Kortex diese deutlich langsamer wieder zurückbildet und damit eine plastische Veränderung statt des elastischen Kalibrierungsprozesses eintritt.

11.2.3 Längerfristige Effekte

Unabhängig vom Kalibrierungsprozess wird der Wahrnehmungsraum durch repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern auch längerfristig verändert. In der vorliegenden Studie wurde eine zunehmende Veränderung der taktilen Karte innerhalb eines Zeitraums von 45 Minuten nachgewiesen (Hauptstudie 2). Aufgrund wiederholter Stimulation mit zeitlich eng assoziierten taktilen Reizen wird der taktilen Raum zunehmend komprimiert. Diese Veränderung des Reizareals wirkt sich auf die Repräsentation folgender Reizmuster – spatiale und spatiotemporale – aus und bildet sich nicht so schnell wieder zurück wie der mittelfristige Anpassungspro-

zess (Kalibrierungsprozess). Alle nachfolgenden Reize werden auf dem verkleinerten Areal angeordnet.

Die Veränderung der Topographie des Wahrnehmungsraums aufgrund repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern entspricht den durch das neuronale Netzwerkmodell (Wiemer et al., 2000) vorhergesagten Veränderungen in der Wahrnehmung. Auf kortikaler Ebene führt die Stimulation zu einer Integration und womöglich schon zu einer beginnenden Fusion der beiden Reizareale. Unterstützt wird diese Annahme durch Studien, die bei Fusion zweier kortikaler Areale eine Verschlechterung der Lokalisationsleistung nachweisen (Pleger et al., 2001; Sterr et al., 1998). Eine solche Verschlechterung der Lokalisationsleistung wurde in der vorliegenden Arbeit beobachtet. In nachfolgenden Studien würde es sich anbieten dieses Ergebnis noch durch ein weiteres psychophysikalisches Maß, der Zweipunktschwelle, zu überprüfen. Fusion benachbarter kortikaler Areale aufgrund repetitiver spatiotemporaler Stimulation führt zu differentiellen Effekten bei der Lokalisations- und der Diskriminationsleistung. Während sich die Lokalisationsleistung verschlechtert, zeigt sich eine zunehmende Verbesserung der Diskriminationsleistung (Joublin et al., 2001; Pleger et al., 2001).

Aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit lässt sich ableiten, dass durch die repetitive Stimulation mit den spatiotemporalen Reizmustern plastische Prozesse angestoßen werden, die sich in einer verminderten Lokalisationsleistung widerspiegeln. Demzufolge besteht die Möglichkeit mit dieser nicht-invasiven Methode den Zeitverlauf plastischer Prozesse am Menschen zu studieren, indem individuelle Lernkurven abgetragen werden und der Zeitverlauf der Entstehung und Rückbildung plastischer Prozesse untersucht wird. Neben diesen experimentellen Anwendungsgebieten eröffnen sich mit dem spatiotemporalen Phänomen auch diagnostische Perspektiven, z. B. im Hinblick auf die Untersuchung von Patienten mit chronischen Schmerzen. Die psychophysikalische Kennlinie des Zusammenhangs spiegelt die Ausdehnung sensorischer Felder in SI wider (saltatorische Areale) und ermöglicht so Veränderungen dieser Felder festzustellen und zu quantifizieren. Diese psychophysikalische Kartierung kann wiederum direkt auf die zerebrale Kartierung mit bildgebenden Verfahren bezogen werden.

11.3 Zerebrale Repräsentation spatiotemporaler Reizmuster

In der vorliegenden Arbeit (Hauptstudie 3) wurde die zerebrale Repräsentation des Saltationsphänomens mit funktioneller Magnetresonanztomographie untersucht.

Vorgegeben wurden unterschiedliche spatiale und spatiotemporale Reizmuster, mit dem Ziel eine vergleichende Kartierung des stimulierten Areals (Fußsohle) in SI durchzuführen. Die verwendeten spatialen und spatiotemporalen taktilen Reizmuster rufen eine reliable und konsistente Aktivierung im entsprechenden Repräsentationsareal in SI hervor. In der Mehrzahl der Messungen tritt für die zwei 135 mm voneinander entfernten Reizorte (Zehenballen und Ferse) ein spezifisches Aktivierungsareal auf, während für den Reizort auf dem plantaren Mittelfuß kein distinktes Aktivierungsareal zu finden ist.

Bei den spatiotemporalen Reizmuster wurde der Zeitverlauf variiert. Überprüft wurde, ob die in der Peripherie als Saltationseffekt auftretende wahrgenommene Ortsverschiebung eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Stimulus (Saltationseffekt) ihre Entsprechung in SI findet. Die funktionellen Daten der vorliegenden Studie geben zwar keinen Hinweis auf eine entsprechend veränderte Topographie in SI. Es zeigen sich aber deutliche Unterschiede bezüglich der BOLD-Antworten auf die verschiedenen Reizmuster. Spatiotemporale Reizmuster, die einen Saltationseffekt auslösen, rufen eine höhere Aktivierung in SI hervor als solche, die keinen Saltationseffekt auslösen. Dabei hängt die Aktivierungshöhe weniger mit dem Zeitverlauf der Stimulation zusammen als vielmehr mit dem Auftreten eines Saltationseffekts in der Wahrnehmung der Probanden. Die Aktivierungshöhe scheint zwar kein spezifischer Indikator für das Auftreten eines Saltationseffekts zu sein, wohl aber eine Voraussetzung für dessen Wahrnehmung. Die Veränderungen in der Aktivierungshöhe weisen auf summative Verarbeitungsprozesse hin, die wiederum auch in Einklang mit dem Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) stehen.

Die vorliegende Studie konzentrierte sich auf SI, da zum einen Wiemer et al (2000) davon ausgehen, dass die von ihnen angenommenen dynamischen neuronalen Verarbeitungsprozesse, die dem Saltationseffekt zugrunde liegen, in SI stattfinden. Zum anderen wird diese Annahme unterstützt durch verschiedene neurobiologische Untersuchungen, in denen die Topographie in SI durch assoziativ gepaarte periphere oder intrakranielle Reizung benachbarter Areale verändert wurde (Clark et al., 1988;

Godde et al., 1996; Joublin et al., 1996).

Das Ergebnis der vorliegenden Studie, in der sich eine veränderte Topographie in SI nicht nachweisen lässt, ebenso wenig ein dem illusionären Reizort entsprechendes Repräsentationsareal, ist vermutlich zum einen auf ein zu geringes Auflösungsvermögen der Messungen aufgrund des verwendeten Untersuchungsdesigns (On-Off-Block-Design) zurückzuführen. Zum anderen weisen die Ergebnisse zur spatialen Kartierung des Repräsentationsareals der plantaren Fußsohle in SI auf eine weitere Schwierigkeit hin. Ein distinktes Repräsentationsareal für die Mitte der Fußsohle wurde nicht identifiziert. Daraus lässt sich schließen, dass die Topographie der Repräsentation des Fußes in SI nicht der Darstellung des somatosensorischen Homunkulus nach Penfield und Rasmussen (1950) entspricht, in der die Fußmitte zwischen Zehen und Ferse von inferior nach superior in der Innenwand der Fissura longitudinalis angeordnet ist. Es scheint vielmehr wahrscheinlicher, dass dem Fuß eine ebenso komplexe Repräsentation entspricht, wie sie Kaas (1983) für die Hand bei Primaten nachgewiesen hat. Areale der Fußmitte wären demzufolge topographisch dem jeweils sich anschließenden Zeh (oder Fersenareal) zugeordnet, wodurch eine Differenzierung zwischen Aktivierungsarealen der Zehen (bzw. Ferse) und der Fußmitte schwieriger ist.

Verarbeitungsebene Weiterhin muss aufgrund dieser Ergebnisse in Betracht gezogen werden, dass die in der Peripherie als Saltationseffekt auftretende wahrgenommene Ortsverschiebung eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Stimulus (Saltationseffekt) ihre Entsprechung nicht in SI findet, sondern auf übergeordnete Ebenen wie SII oder BA5 oder 7 zurückzuführen ist. Gerade die Beteiligung von SII an der Verarbeitung spatiotemporaler Effekte ist im Hinblick auf die Bedeutung dieses Areals für die Verarbeitung bewegter Reize nicht unwahrscheinlich. Die Parallelen zwischen den beiden Illusionen Saltation und Scheinbewegung, die beide unter sehr ähnlichen räumlichen und zeitlichen Bedingungen auftreten (s. Kap. 3.3.2, S. 57), unterstützen diese Annahme und veranlassten verschiedene Autoren, im Saltationsphänomen einen Sonderfall der Scheinbewegung zu sehen (Jones & Huang, 1982). Dabei sollte allerdings beachtet werden, dass beim Saltationsphänomen keine Bewegung, im Sinne einer als kontinuierlich empfundenen sukzessiven Stimulation benachbarter Regionen, wahrgenommen wird, sondern eine distinkte Druckwahrnehmung fehllokalisiert wird.

Insgesamt sprechen einige Argumente für eine primäre Verarbeitung in SI, die

allerdings eine modulierende Einflussnahme von SII und anderen höheren Verarbeitungszentren nicht ausschließen. Die enge Korrelation der Ausdehnung der saltatorischen Areale (der maximalen Distanz, über welche Saltation hinweg stattfindet) mit der Ausdehnung der entsprechenden Repräsentationsareale in SI (Geldard & Sherrick, 1983) spricht deutlich für SI. Die räumliche Ausdehnung der thalamokortikalen Axone, die z. T. Areale von bis zu 3 mm überspannen (Chen et al., 2001), stellen eine anatomische Grundlage für diese integrativen Verarbeitungsprozesse dar. Die Topographie in SII hingegen ist weniger fein aufgelöst (Disbrow et al., 2000), z. B. gelangen Ruben et al. (2001) die Differenzierung zweier benachbarter Finger in SII nicht, wohingegen zahlreiche Studien zeigen, dass eine solche Differenzierung in SI gelingt (Gelnar et al., 1998; Kurth et al., 1998; Kraus et al., 2001). Die Topographie in SII weist daher keinen engen Zusammenhang mit der Ausdehnung der saltatorischen Arealen in der Peripherie auf. Weiterhin wiesen Gardner und Spencer (1972b) mit elektrophysiologischen Studien des Gehirns nach, dass der von Békésy (1959) als „funneling“ bezeichnete integrative Verarbeitungsprozess, durch den zwei gleichzeitig applizierte Vibrationsreize zu einem Perzept integriert werden und es zu einer erheblichen Verschiebung des wahrgenommenen Reizortes kommt, in SI zu einer entsprechend topographisch veränderten neuronalen Antwort führt.

Ein weiteres Argument, mit welchem Geldard und Sherrick (1983) die Annahme unterstützen, dass Saltation auf Verarbeitungsprozesse in SI zurückzuführen ist, besteht in der Beobachtung, dass Saltation nicht die Mittellinie überquert. Da jedoch andere taktile spatiotemporale Illusionen wie der Békésy-Effekt und die Scheinbewegung über die Mittellinie hinweg auftreten, vermutlich aber auf die gleichen Verarbeitungsmechanismen in SI zurückzuführen sind, spricht einiges dafür, dass dies auch für den Saltationseffekt zutrifft. Vermutlich wird eine interhemisphärische Integration von taktilen Reizen durch Einflüsse aus SII moduliert und findet innerhalb eines anderen Zeitfensters statt als in einer Hemisphäre.

Insgesamt sprechen die Argumente daher dafür, dass die Umsetzung der zeitlichen Aspekte der Reizabfolge in ein räumliches Muster hauptsächlich auf Verarbeitungsprozesse in SI zurückgeht. Diese Verarbeitung wird moduliert durch höher liegende Verarbeitungszentren, in denen eine bilaterale Repräsentation des Körpers vorliegt, so dass integrative Verarbeitung zwischen den Körperhälften möglich ist. Die Positionierung der resultierenden Muster wird auf dem Körper in jedem Fall durch höhere Verarbeitungszentren wie SII beeinflusst. Unterstützt wird diese Annahme dadurch, dass einfache taktile Fähigkeiten wie die Diskrimination zweier Reize durch

Störungen in SI beeinflusst werden, während die Anordnung von Reizen im Wahrnehmungsraum durch Störungen höherer Verarbeitungszentren beeinträchtigt wird (Weinstein, 1993; Wolpert, Goodbody & Husain, 1998).

Die Untersuchung der zerebralen Repräsentation spatiotemporaler Illusionen erhält ihre Bedeutung auf der Grundlage von Studien zur neuronalen Plastizität im Rahmen von Körperwahrnehmungsstörungen. Die Topographie der taktilen Karte wird moduliert durch die zeitliche Abfolge der Reizmuster. Die in der Peripherie als Saltationseffekt auftretende wahrgenommene Ortsverschiebung eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Stimulus (Saltationseffekt) findet in der kortikalen Karte ihre Entsprechung (Wiemer et al., 2000). Die psychophysikalische Kennlinie des Zusammenhangs spiegelt die Ausdehnung sensorischer Felder in SI wider (saltatorische Areale) und kann daher zur Untersuchung der Veränderungen dieser Felder herangezogen werden. Diese psychophysikalische Kartierung kann wiederum direkt auf die zerebrale Kartierung mit bildgebenden Verfahren bezogen werden. Da der Saltationseffekt innerhalb der taktilen Wahrnehmung in unterschiedlichen Modalitäten (mechanozeptiv, thermisch und vermutlich auch nozizeptiv) auftritt (weiterhin auch in den verschiedenen Sinnessystemen), besteht die Möglichkeit einer modalitätsspezifischen vergleichenden Kartierung in SI, die zudem anhand der psychophysikalischen Karte überprüft werden kann.

11.4 Klinische Anwendungsmöglichkeiten

Das in dieser Arbeit untersuchte Verfahren zur spatiotemporalen Kartierung des taktilen Wahrnehmungsraums und dessen Repräsentation im somatosensorischen Kortex kann einen Beitrag zur Quantifizierung veränderter Verarbeitungsprozesse bei verschiedenen Störungen leisten.

Bei Störungen, bei denen die Bedeutung von neuronaler Plastizität schon etabliert ist, z. B. im Bereich von chronischen Rückenschmerzen und bei Phantomschmerz (Elbert et al., 1997; Flor et al., 1997; Flor et al. 2001; Flor & Elbert, 1998), ist davon auszugehen, dass gegenüber Gesunden veränderte Integrations- und Segregationsperioden vorliegen. Die in der vorliegenden Studie gefundenen interindividuellen Unterschiede bezüglich der Höhe und des Verlaufs der Saltationskennlinien (Integrationsperiode) sprechen für die Möglichkeit einer dispositionellen Voraussetzung zur Entwicklung solcher Störungen, die erklären würde, warum beispielsweise

Phantomschmerzen nicht zwangsläufig nach Amputationen auftreten müssen.

Die Identifikation dysfunktionaler Integrationsperioden hätte diagnostische Vorteile, nämlich gefährdete Personen zu identifizieren und gezielter Maßnahmen zur Prävention zu entwickeln, z.B. eine entsprechende Medikation vor und nach der Amputation. Dazu müsste jedoch zunächst untersucht werden, ob dysfunktionale Saltationskennlinien bei Patienten mit chronischen Schmerzen auftreten.

Weiterhin liegt die Vermutung nah, dass bei Patienten mit chronischen Schmerzen die Ausdehnung und Überlappung der rezeptiven Felder verändert ist. Die psychophysikalische Kennlinie des Zusammenhangs zwischen subjektiver Ortsverschiebung eines Reizes und dem Zeitintervall zu einem nachfolgenden räumlich getrennten Reiz (Saltationskennlinie) spiegelt die Ausdehnung sensorischer Felder in SI wider (saltatorische Areale) und kann daher zur Untersuchung und Quantifizierung der Veränderungen dieser Felder herangezogen werden. Zudem besteht die Möglichkeit, die psychophysikalische Kartierung direkt auf die zerebrale Kartierung mit bildgebenden Verfahren zu beziehen. Da der Saltationseffekt in unterschiedlichen Sinnessystemen auftritt und im taktilen System nicht nur mit mechanozeptiver, sondern auch mit thermischer und vermutlich auch nozizeptiver Reizung herzustellen ist, steht mit diesem Effekt ein Werkzeug zur Verfügung, das auch modalitäts- und verarbeitungsspezifische Unterschiede sehr selektiv abbildet.

Die Befunde der vorliegenden Studie bei repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern, die eine zunehmende Veränderung der Repräsentation von Reizen auf der Körperoberfläche nachweisen, sind vermutlich Ausdruck überdauernder Veränderungen der zerebralen taktilen Karte. Dabei wurde in der vorliegenden Arbeit ein als Kalibrierungsprozess bezeichneter Effekt beobachtet, bei dem die Veränderung der Repräsentation in Abhängigkeit von den jeweils vorangegangenen Extremwerten vorgenommen wird. Dieser Effekt bleibt nur so lange bestehen, wie spatiotemporale Reizmuster vorgegeben werden. Sobald das Stimulusmaterial gewechselt wird und eine neue Aufgabe an die verarbeitenden Zentren gestellt wird, kehrt das System wieder in seine Ausgangslage zurück. Dieser Effekt könnte einen Anpassungsprozess des Systems ähnlich den Veränderungen der zerebralen Repräsentation bei Aufmerksamkeitsfokussierung widerspiegeln. Unzulänglichkeiten bei diesem Prozess, wenn das Netzwerk zu unflexibel ist und nicht schnell genug wieder in seinen Ausgangszustand zurückkehrt, sind womöglich bei den Störungen von Bedeutung, bei denen die Aufmerksamkeitskomponente eine wichtige Rolle spielt. Beispielsweise ist bei der Panikstörung, bei der die Wahrnehmung körperlicher Sym-

ptome wie des Herzschlags im Vordergrund steht, die Fokussierung möglicherweise deswegen anhaltender, weil das Netzwerk langsamer als üblich wieder in seinen Ausgangszustand zurückkehrt. Damit bliebe eine Aufmerksamkeitsfokussierung aufgrund einer veränderten Repräsentation im zerebralen Kortex bestehen.

Neben dem Kalibrierungsprozess zeigen sich in der vorliegenden Studie auch längerfristige Veränderungen der perzeptiven taktilen Karte, die auf überdauernde plastische zerebrale Veränderungen der Topographie hinweisen. Im Verlauf repetitiver Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern tritt eine zunehmende Kompression des Reizareals in der Wahrnehmung auf, die sich auch auf die Repräsentation einzelner Reize auswirkt. Das Verfahren ist daher geeignet plastische Veränderung der Karte in SI herzustellen und individuelle Lernkurven psychophysikalisch abzubilden. Die psychophysikalischen Lernkurven können direkt auf die zerebralen Karten aus Studien mit bildgebenden Verfahren bezogen werden und so die Hirnareale identifiziert werden, die an der dysfunktionalen Verarbeitung von Reizen beteiligt sind.

Von therapeutischer Seite wäre eine weitere Untersuchung der Segregationsperiode wünschenswert. Sie ist von Bedeutung für die Therapiemethoden, mit denen Störungen wie die fokale Dystonie (Elbert et al., 1998) oder Phantomschmerzen (Flor et al., 2001) erfolgreich behandelt werden. Zukünftige Studien sollten daher ihr Augenmerk verstärkt auf die Untersuchung der Segregationsperiode richten.

Da die vorliegende Arbeit sich mit dem taktilen Saltationseffekt beschäftigt, soll an dieser Stelle nur kurz darauf hingewiesen werden, dass es auch in anderen Sinnessystemen Hinweise auf Störungen gibt, die auf eine veränderte Übertragungsfunktion spatiotemporaler Information zurückzuführen sind. Merzenich et al. (1993) sehen in einer veränderten Integrations- bzw. Segregationsperiode beispielsweise die Ursache für Dyslexie. Weiterhin sind ein Teil der Störungen des Spracherwerbs auf ein mangelndes zeitliches Auflösungsvermögen des auditiven Systems zurückzuführen, welches mit Hilfe des Saltationseffekts quantifiziert werden kann (Shore et al., 1998).

Die Untersuchung der Integration von Information innerhalb eines Sinnessystems sollte zudem nur ein Anfang sein und muss erweitert werden um intermodale Modelle. Insbesondere für Störungen, wie z. B. funktionelle Darmerkrankungen, bei denen eine somatoviszzerale Interaktion vorliegt, ist die Frage nach den spatiotemporalen Übertragungsfunktionen intermodaler Karten und den zugrunde liegenden neuronalen Mechanismen von Bedeutung.

12 Zusammenfassung

Die Topographie von Reizen im taktilen Wahrnehmungsraum ist eine Funktion ihrer räumlichen Anordnung und ihrer zeitlichen Abfolge. Die Verschiebung des subjektiv wahrgenommenen Reizortes eines Stimulus ist umso ausgeprägter, je kürzer das Zeitintervall zu einem nachfolgenden räumlich entfernten Reiz ist. Mit dem Begriff „spatiotemporal“ wird dieser Verbindung räumlicher und zeitlicher Reizbedingungen Ausdruck gegeben. Die zeitabhängige integrative Verarbeitung räumlich entfernter Reize in der taktilen Wahrnehmung ist die Grundlage verschiedener spatiotemporaler Illusionen wie z. B. des Saltationsphänomens. Dieses Phänomen kann als perzeptives Korrelat eines zerebralen Verarbeitungsmechanismus angesehen werden, bei dem Information über die zeitliche Abfolge eines Reizmusters in räumliche Information transformiert wird. Durch solche Verarbeitungsprozesse, die neurobiologischen Studien zufolge im primären somatosensorischen Kortex stattfinden, wird die Zusammengehörigkeit von zeitnahen Reizen verstärkt durch eine räumlich engere Repräsentation. Durch repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern wird die Topographie der Repräsentation der Körperoberfläche im somatosensorischen Kortex überdauernd verändert.

In zwei Vorstudien wurden zunächst die optimalen Reizbedingungen zur Herstellung des Saltationseffekts untersucht (Vorstudien 1 und 2). Die Auftretenswahrscheinlichkeit des Effekts ist abhängig vom Reizverlauf der Stimuli. Kurze rechteckförmige Reizverläufe sind zur Herstellung des Effekts besser geeignet als gedämpft verlaufende längere Reize. Die experimentelle Anordnung hat zudem einen Einfluss auf die wahrgenommene räumliche Anordnung der Reize auf der Körperoberfläche.

In der nachfolgenden Studie (Hauptstudie 1) stand die Evaluierung der Methode der Punktlokalisation mit einem 3D-Positionsgeber im Vordergrund. Mit unterschiedlichen spatialen und spatiotemporalen Reizmustern wurde die Repräsentation von Reizen auf dem Unterarm untersucht. Die gemessenen Lokalisationsfehler sind verglichen mit aus der Literatur bekannten Werten (Hamburger, 1980) normgerecht. Die spatiale Karte weist Verzerrungen auf: In der Nähe der anatomischen Markie-

rungspunkte – Hand- und Ellenbogengelenk – ist der Lokalisationsfehler geringer als weiter von diesen entfernt. Der Einfluss des Ellenbogens reicht über ein größeres Areal (ca. 60 % der Strecke zwischen Handgelenk und Ellenbogen) als der des Handgelenks (ca. 20 % der Strecke). Der Einfluss der Gelenke auf die Lokalisation einzelner Reize weist darauf hin, dass diese Hautareale im somatosensorischen Kortex stärker repräsentiert sind als andere Areale, die nicht mit anatomischen Markierungspunkten wie den Gelenken verbunden sind. Auch in dieser Studie wurde der Saltationseffekt nachgewiesen. Die Verschiebung des subjektiv wahrgenommenen Reizortes eines Stimulus war umso ausgeprägter, je kürzer das Zeitintervall zu dem nachfolgenden räumlich entfernten Reiz war.

In einer weiteren Studie (Hauptstudie 2) wurden spatiotemporale Reizmuster wiederholt vorgegeben. Repetitive Stimulation mit spatiotemporalen Reizmustern bewirkt eine überdauernde Verzerrung der perzeptiven taktilen Karte (innerhalb von 45 Minuten), die sich auf die Repräsentation nachfolgender Reize auswirkt. In Folge dieser Veränderungen verschlechtert sich z. B. die Lokalisationsleistung bei einzelnen Reizen. Dies weist auf eine beginnende Veränderung der taktilen Karte im primären somatosensorischen Kortex hin. Darüber hinaus wurde ein weiterer Anpassungsprozess beobachtet. Die taktile Karte verändert sich in Abhängigkeit davon, in welcher Reihenfolge spatiotemporale Reizmuster mit unterschiedlicher zeitlicher Abfolge vorgegeben werden. Anscheinend findet eine Kalibrierung des taktilen Systems anhand der Extremwerte (kürzestes und längstes Zeitintervall) statt. Die Anpassung des Systems an die Eckwerte der momentan ankommenden Reize führt zu relativ kurz andauernden Veränderungen, die nur so lange anhalten wie ähnliche Reizmuster vorgegeben werden.

In einer Studie mit funktioneller Magnetresonanztomographie (Hauptstudie 3) wurde die zerebrale Repräsentation des Saltationsphänomens untersucht. Die Topographie der taktilen Karte wird moduliert durch die zeitliche Abfolge der Reizmuster. Die in der Peripherie als Saltationseffekt auftretende wahrgenommene Ortsverschiebung eines Reizes in Abhängigkeit vom Zeitintervall zu einem räumlich getrennten nachfolgenden Stimulus findet nach Wiemer et al. (2000) im primären somatosensorischen Kortex ihre Entsprechung. Im Wahrnehmungsraum konnte der Saltationseffekt in den vorhergehenden psychophysikalischen Studien demonstriert werden. In den funktionellen Daten wurde eine entsprechend veränderte Topographie nicht nachgewiesen. Möglicherweise reichte das räumliche Auflösungsvermögen der fMRT beim vorliegenden experimentellen Design (Block-Design) nicht aus. Unterschiedli-

che spatiotemporale Reizmuster haben aber einen Effekt auf die Aktivierungshöhe im primären somatosensorischen Kortex. Dabei hängt die Aktivierungshöhe weniger mit dem Zeitverlauf der Stimulation zusammen als vielmehr mit dem Auftreten eines Saltationseffekts in der Wahrnehmung der Probanden. Die Veränderungen in der Aktivierungshöhe weisen auf summative Verarbeitungsprozesse hin, die wiederum in Einklang mit dem Netzwerkmodell von Wiemer et al. (2000) stehen.

Literaturverzeichnis

- Arthurs OJ & Boniface S (2002). How well do we understand the neural origins of the fMRI Bold signal? *Trends in Neurosciences*, 25(1):27–31.
- von Békésy G (1957a). Sensations on the Skin Similar to Directional Hearing, Beats, and Harmonics of the Ear. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 29(4):489–501.
- von Békésy G (1957b). Neural Volleys and the Similarity between Some Sensations Produced by Tones and by Skin Vibrations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 29(10):1059–1069.
- von Békésy G (1959). Neural Funneling along the Skin and between the Inner and Outer Hair Cells of the Cochlea. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 31(9):1236–1249.
- von Békésy G (1964). Die gegenseitige Hemmung von Sinnesreizen bei kleinen Zeitdifferenzen. *Naturwissenschaftliche Rundschau*, 17(6):209–216.
- von Békésy G (1967). *Sensory Inhibition*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Bennett MR (1997). The consciousness of muscular effort and movement. In Bennett MR. *The idea of consciousness (pp. 67–87)*. Amsterdam: Harwood Academic Publishers.
- Blake DT, Byl NN, Cheung S, Bedenbaugh P, Nagarajan S, Lamb M & Merzenich M (2002). Sensory representation abnormalities that parallel focal hand dystonia in a primate model. *Somatosensory & Motor Research*, 19(4):347–357.

- Bodegard A, Geyer S, Grefkes C, Zilles K & Roland PE (2001). Hierarchical Processing of Tactile Shape in the Human Brain. *Neuron*, 31(2):317–328.
- Bortz J & Lienert GA (1998). *Kurzgefaßte Statistik für die klinische Forschung. Ein praktischer Leitfaden für die Analyse kleiner Stichproben*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Braun C, Haug M, Wiech K & Birbaumer N (2001). Selective Attention Modulates Somatosensory Cortex Organization. *NeuroImage*, 13(6/II):1134.
- Braun C, Wilms A, Schweizer R, Godde B, Preissl H & Birbaumer N (2000). Activity patterns of human somatosensory cortex adapt dynamically to stimulus properties. *NeuroReport*, 11(13):2977–2980.
- Brugger P, Regard M & Landis T (1997). Illusory Reduplication of One's Own Body: Phenomenology and Classification of Autoscopie Phenomena. *Cognitive Neuropsychiatry*, 2(1):19–38.
- Calford MB, Clarey JC & Tweedale R (1998). Short-term Plasticity in Adult Somatosensory Cortex. In JW Morley (Ed.). *Neural Aspects in Tactile Sensation* (pp. 299–350). Amsterdam: Elsevier.
- Cholewiak RW (1976). Satiation in Cutaneous Saltation. *Sensory Progress*, 1(2):163–175.
- Cholewiak RW (1999). The Perception of tactile distances: Influences of Body Site, Space and Time. *Perception*, 28(7):851–875.
- Cholewiak RW & Collins AA (1991). Sensory and physiological bases of touch. In Heller MA & Schiff W (Eds.). *The Psychology of Touch* (pp. 23–60). Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Clark SA, Allard T, Jenkins WM & Merzenich MM (1988). Receptive fields in the body-surface map in adult cortex defined by temporally correlated inputs. *Nature*, 332(6163):444–445.
- Cohen DAD, Prud'Homme MJL & Kalaska JF (1994). Tactile activity in primate primary somatosensory cortex during active arm movements: correlation with receptive field properties. *Journal of Neurophysiology*, 71(1):161–172.

- Cowan N (1984). On short and long auditory stores. *Psychological Bulletin*, 96(2):341–370.
- Cox RW (1996). AFNI: software for analysis and visualization of functional magnetic resonance neuroimages. *Computers and Biomedical Research*, 29(3):162–173.
- Craig JC & Johnson KO (2000). The Two-Point Threshold: Not a Measure of Tactile Spatial Resolution. *Current Directions in Psychological Science*, 9(1):29–32.
- Cunningham RK & Waxman AM (1994). Diffusion-Enhancement Bilayer: Realizing Long-Range Apparent Motion and Spatiotemporal Grouping in a Neural Architecture. *Neural Networks*, 7(6/7):895–924.
- Disbrow E, Roberts T & Krubitzer L (2000). Somatotopic Organization of Cortical Fields in the Lateral Sulcus of Homo sapiens: Evidence for SII and PV. *The Journal of Comparative Neurology*, 418(1):1–21.
- Dorsch F, Häcker H & Stapf KH (Hrsg., 1994). *Psychologisches Wörterbuch*. 12. überarb. und erw. Auflage. Bern: Verlag Hans Huber.
- Elbert T, Candia V, Altenmüller E, Rau H, Sterr A, Rockstroh B, Pantev C & Taub E (1998). Alteration of digital representations in somatosensory cortex in focal hand dystonia. *NeuroReport*, 9(16):3571–3575.
- Elbert T & Flor H (1999). Magnetoencephalographic investigations of cortical reorganization in humans. *Electroencephalography & Clinical Neurophysiology*, Suppl. 49:284–291.
- Elbert T, Pantev C, Wienbruch C, Rockstroh B & Taub E (1995). Increased Cortical Representation of the Fingers of the Left Hand in String Players. *Science*, 270(5234):305–307.
- Elbert T, Sterr A, Flor H, Rockstroh B, Knecht S, Pantev C, Wienbruch C & Taub E (1997). Input-increase and input-decrease types of cortical reorganization after upper extremity amputation in humans. *Exp. Brain Res.*, 117(1):161–164.
- Engel SA, Glover G & Wandell BA (1997). Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cerebral Cortex*, 7(2):181–192.

- Flor H, Braun C, Elbert T & Birbaumer N (1997). Extensive reorganisation of primary somatosensory cortex in chronic back pain. *Neuroscience Letters*, 224(1):5–8.
- Flor H, Denke C, Schäfer M & Grüsser S (2001). Effect of sensory discrimination training on cortical reorganisation and phantom limb pain. *The Lancet*, 357(9270):1763–1764.
- Flor H & Elbert T (1998). Maladaptive Consequences of Cortical Reorganization in Humans. *NeuroScience News*, 1(5):4–11.
- Friston KJ, Jezzard P & Turner R (1994). Analysis of Functional MRI Time-Series. *Human Brain Mapping*, 1:153–171.
- Fuchs JL & Brown PB (1984). Two-Point Discriminability: Relation to Properties of the Somatosensory System. *Somatosensory Research*, 2(2):163–169.
- Gardner EP, Palmer CI, Hämäläinen HA & Warren S (1992). Simulation of Motion on the Skin. V. Effect of Stimulus Temporal Frequency on the Representation of Moving Bar Patterns in Primary Somatosensory Cortex of Monkeys. *Journal of Neurophysiology*, 67(1):37–63.
- Gardner EP & Spencer W (1972). Sensory funneling. I. Psychophysical observations of human subjects and responses of cutaneous mechanoreceptive afferents in the cat to patterned skin stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 35(6):925–953.
- Gardner EP & Spencer WA (1972). Sensory funneling. II. Cortical neuronal representation of patterned cutaneous stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 35(6):954–77.
- Geffen G, Mason C, Butterworth P, Mc Lean S & Clark CR (1996). Tactile Simultaneity Thresholds Within and Between Hemispheres: The Effects of Hemispace. *Cognitive Neuropsychology*, 13(2):257–276.
- Gelb A (1915). Versuche auf dem Gebiet der Zeit- und Raumwahrnehmung. *Bericht über den 6. Kongress für experimentelle Psychologie in Göttingen 1914 (S. 36–42)*. Jena: Barth.
- Geldard FA (1975). *Sensory Saltation. Metastability in the Perceptual World*. Hillsdale New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates Inc.

- Geldard FA (1984). The mutability of time and space on the skin. *Journal of the Acoustical Society of America*, 77(1):233–237.
- Geldard FA & Sherrick CE (1972). The Cutaneous 'Rabbit': A Perceptual Illusion. *Science*, 178(57):178–179.
- Geldard FA & Sherrick CE (1978). *Princeton Cutaneous Research Project*. Report No. 31. Princeton University.
- Geldard FA & Sherrick CE (1983). The cutaneous saltatory area and its presumed neural basis. *Perception & Psychophysics*, 33(4):299–304.
- Geldard FA & Sherrick CE (1986). Raum, Zeit und Tastsinn. *Spektrum der Wissenschaft: Gehirn und Kognition*. S. 108–113.
- Geldard FA, Sherrick CE & Cholewiak RW (1981a). *Princeton Cutaneous Research Project*. Report No. 37. Princeton University.
- Geldard FA, Sherrick CE & Cholewiak RW (1981b). *Princeton Cutaneous Research Project*. Report No. 38. Princeton University.
- Gelnar PA, Krauss BR, Szeverenyi NM & Apkarian AV (1998). Fingertip Representation in the Human Somatosensory Cortex: An fMRI Study. *NeuroImage*, 7(4):261–283.
- Gilbert CD (1998). Adult Cortical Dynamics. *Physiological Reviews*, 78(2):467–485.
- Godde B, Spengler F & Dinse HR (1996). Associative pairing of tactile stimulation induces somatosensory cortical reorganization in rats and humans. *NeuroReport*, 8(1):281–285.
- Göbel R, Khorram-Sefat D, Muckli L, Hacker H & Singer W (1998). The constructive nature of vision: direct evidence from functional magnetic resonance imaging studies of apparent motion and motion imagery. *European Journal of Neuroscience*, 10(5):1563–1573.
- Goldstein EB (1989). *Sensation and Perception*. 3rd ed. Belmont, California: Wadsworth Publishing Company.

- Green B (1982). The perception of distance and location for dual tactile pressures. *Perception & Psychophysics*, 31(4):315–323.
- Greenspan JD & Bolanowski SJ (1996). The Psychophysics of Tactile Perception and Its Peripheral Physiological Basis. In L Kruger (Ed.). *Pain and Touch* (pp. 25–103). San Diego: Academic Press.
- Hamburger HL (1980). *Locognosia: the ability to localize tactile stimuli on the body surface*. Dissertation, University, Amsterdam.
- Hari R, Karhu J, Hämäläinen M, Knuutila J, Salonen O, Sams M & Vilkmann V (1993). Functional Organization of the Human First and Second Somatosensory Cortices: a Neuromagnetic Study. *European Journal of Neuroscience*, 5(6):724–734.
- Harrington GS, Wright CT & Downs JH III (2000). A New Vibrotactile Stimulator for Functional MRI. *Human Brain Mapping*, 10(3):140–145.
- Heller MA (1991). Introduction. In MA Heller, W Schiff (Eds.) *The Psychology of Touch* (pp. 1–19). New Jersey: Hillsdale.
- Helson H & King SM (1931). The Tau effect: An example of psychological relativity. *Journal of Experimental Psychology*, 14:202–217.
- Hill JW & Bliss JC (1968). Perception of sequentially presented tactile point stimuli. *Perception & Psychophysics*, 4(5): 289–295.
- Itomi K, Kakigi R, Maeda K & Hoshiyama M (2000). Dermatome versus homunculus: detailed topography of the primary somatosensory cortex following trunk stimulation. *Clinical Neurophysiology*, 111(3):405–412.
- Johnson KO, Van Boven RW & Hsiao SS (1994). The Perception of Two Points is Not the Spatial Resolution Threshold. In J Boivie, P Hansson, U Lindblom (Eds.). *Touch, Temperature, and Pain in Health and Disease: Mechanisms and Assessments, Progress in Pain Research and Management* (pp. 389–404). Vol 3. Seattle: IASP Press.
- Jones FN (1956). Space-Time Relationships in Somesthetic Localization. *Science*, 124:484.

- Jones B & Huang YL (1982). Space-Time Dependencies in Psychophysical Judgment of Extent and Duration: Algebraic Models of the Tau and Kappa Effects. *Psychological Bulletin*, 91(1):128–142.
- Joublin F, Spengler F, Wacquant S & Dinse HR (1996). A columnar model of somatosensory reorganizational plasticity based on Hebbian and non-Hebbian learning rules. *Biological Cybernetics*, 74(3):275–286.
- Kaas JH, Nelson RJ, Sur M, Lin CS & Merzenich MM (1979). Multiple representations of the body within the primary somatosensory cortex of primates. *Science*, 204(4392):521–523.
- Kaas JH (1983). What, if Anything, is SI? Organization of First Somatosensory Area of Cortex. *Physiological Reviews*, 63(1):206–231.
- Kakigi R, Hoshiyama M, Shimojo M, Naka D, Yamasaki H, Watanabe S, Xiang J, Maeda K, Lam K, Itomi K & Nakamura A (2000). The somatosensory evoked magnetic fields. *Progress in Neurobiology*, 61(5):495–523.
- Kandel ER & Jessell TM (1991). Touch. In Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM (Eds.). *Principles of neural science (pp. 367–384)*. 3. Ed. Norwalk, Conn.: Appleton & Lange.
- Kilgard MP & Merzenich MM (1995). Anticipated stimuli across skin. *Nature*, 373(6516):663.
- Kirman JH (1974). Tactile apparent movement: The effects of interstimulus onset interval and stimulus duration. *Perception & Psychophysics*, 15(1):1–16.
- Kirman JH (1975). The effect of number of stimulators on the optimal interstimulus onset interval in tactile apparent movement. *Perception & Psychophysics*, 17(3):263–267.
- Koffka K (1931). Die Wahrnehmung von Bewegung. In Bethe A & Bergmann G v (Hrsg.). *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie (S. 1166–1214)*. Berlin: Springer.
- Krause T, Kurth R, Ruben J, Schwiemann J, Villringer K, Deuchert M, Moosmann M, Brandt S, Wolf K, Curio G & Villringer A (2001). Representational overlap

- of adjacent fingers in multiple areas of human primary somatosensory cortex depends on electrical stimulus intensity: an fMRI study. *Brain Research*, 899(1-2):36–46.
- Kurth R, Villringer K, Mackert B-M, Schwiemann J, Braun J, Curio G, Villringer A & Wolf K-J (1998). fMRI assessment of somatotopy in human Brodmann area 3b by electrical finger stimulation. *NeuroReport*, 9(2):207–212.
- Lakatos S & Shepard RN (1997). Constraints Common to Apparent Motion in Visual, Tactile, and Auditory Space. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23(4):1050–1060.
- Lechelt EC (1984). Tactile temporal acuities. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 423:612–613.
- Lechelt EC & Borchert R (1977). The interdependence of time and space in somesthesia: The Tau effect reexamined. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 10(3):191–193.
- Lim V, Altenmüller E & Bradshaw JL (2001). Focal dystonia: Current theories. *Human Movement Science*, 20(6):875–914.
- Lloyd DM, Bolanowski SJ, Howard L & McGlone F (1999). Mechanisms of attention in touch. *Somatosensory & Motor Research*, 16(1):3–10.
- Lockhead GR, Johnson RC & Gold FM (1980). Saltation through the blind spot. *Perception & Psychophysics*, 27(6):545–549.
- Loomis JM (1990). A Model of Character Recognition and Legibility. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 16(1):106–120.
- Lu Z & Sperling G (2001). The three systems theory of human visual motion perception: Review and update. *Journal of the Optical Society of America A*, 18(9):2331–2370.
- Maeda K, Kakigi R, Hoshiyama M & Koyama S (1999). Topography of the secondary somatosensory cortex in humans: a magnetoencephalographic study. *NeuroReport*, 10(2):301–306.

- Maldjian JA, Gottschalk A, Patel RS, Detre JA & Alsop DC (1999). The Sensory Somatotopic Map of the Human Hand Demonstrated at 4 Tesla. *NeuroImage*, 10(1):55–62.
- Martin JH & Jessell TM (1991). Anatomy of the Somatic Sensory System. In Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM (Eds.). *Principles of neural science* (pp. 353–366). 3rd Ed. Norwalk, Conn.: Appleton & Lange.
- Matsuda F, Matsuda M & Kojima Y (2000). The tau and anti-tau effects in successively presented stimuli. *Perceptual and Motor Skills*, 91(3 Pt 2):1202–8.
- Maucher T (1998). *Aufbau und Test eines taktilen Seh-Ersatzsystems*. Diplomarbeit. Heidelberg.
- Menon RS & Goodyear BG (1999). Submillimeter Functional Localization in Human Striate Cortex Using BOLD Contrast at 4 Tesla: Implications for the Vascular Point-Spread Function. *Magnetic Resonance in Medicine*, 41(2):230–235.
- Merzenich MM, Nelson RJ, Stryker MP, Cynader MS, Schoppmann A & Zook JM (1984). Somatosensory cortical map changes following digit amputation in adult monkeys. *Journal of Comparative Neurology*, 224(4):591–605.
- Merzenich MM, Schreiner C, Jenkins W & Wang X (1993). Neural Mechanisms Underlying Temporal Integration, Segmentation, and Input Sequence Representation: Some Implications for the Origin of Learning Disabilities. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 682:1–22.
- Montague PR & Sejnowski TJ (1994). The Predictive Brain: Temporal Coincidence and Temporal Order in Synaptic Learning Mechanisms. *Learning & Memory*, 1(1):1–33.
- Nakamura A, Yamada T, Goto A, Kato T, Ito K, Abe Y, Kachi T & Kakigi R (1998). Somatosensory Homunculus as Drawn by MEG. *NeuroImage*, 7(4 Pt 1):377–386.
- Noppeney U, Waberski TD, Gobbele R & Buchner H (1999). Spatial attention modulates the cortical somatosensory representation of the digits in humans. *NeuroReport*, 10(15):3137–3141.

- O'Boyle DJ, Moore CE, Poliakoff E, Butterworth R, Sutton A & Cody FW (2001). Human locognosic acuity on the arm varies with explicit and implicit manipulations of attention: implications for interpreting elevated tactile acuity on an amputation stump. *Neuroscience Letters*, 305(1):37–40.
- Oldfield RC (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia*, 9(1):97–113.
- Ogawa S, Lee TM, Kay AR & Tank DW (1990). Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 87(24):9868–9872.
- Page EB (1963). Ordered hypotheses for multiple treatments: A significance test for linear ranks. *Journal of the American Statistical Association*, 58:216–230.
- Papanicolaou AC (1998). *Fundamentals of functional brain imaging: a guide to the methods and their applications to psychology and behavioral neuroscience*. Lisse: Swets & Zeitlinger.
- Pavani F, Spence C & Driver J (2000). Visual capture of Touch: Out-of-Body Experiences with rubber gloves. *Psychological Science*, 11(5):353–359.
- Penfield W & Rasmussen T (1950). *The cerebral cortex of man: a clinical study of localization of function*. New York, USA: Macmillan.
- Pleger B, Dinse HR, Ragert P, Schwenkreis P, Malin JP & Tegenthoff M (2001). Shifts in cortical representations predict human discrimination improvement. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98(21):12255–60.
- Polonara G, Fabri M, Manzoni T & Salvolini U (1999). Localization of the First and Second Somatosensory Areas in the Human Cerebral Cortex with Functional MR Imaging. *American Journal of Neuroradiology*, 20(2):199–205.
- Pons TP, Garraghty PE, Ommaya AK, Kaas JH, Taub E & Mishkin M (1991). Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques. *Science*, 252(5014):1857–1860.
- Ramachandran VS (1993). Filling in Gaps in Perception: Part II. Scotomas and Phantom Limbs. *Current Direction in Psychological Science*, 2(2):56–65.

- Ramachandran VS & Hirstein W (1997). Tree Laws of Qualia: What neurology tells us about the biological functions of consciousness. *Journal of Consciousness Studies*, 4(5–6):429–457.
- Rammsayer TH (1992). *Die Wahrnehmung kurzer Zeitdauern. Allgemeinpsychologische und psychobiologische Ergebnisse zur Zeitdauerdiskrimination im Millisekundenbereich*. Münster, New York: Waxmann.
- Rauschecker JP (1995). Compensatory plasticity and sensory substitution in cerebral cortex. *Trends in Neurosciences*, 18(1):36–43.
- Ruben J, Schwiemann J, Deuchert M, Meyer R, Krause R, Curio G, Villringer K, Kurth R & Villringer A (2001). Somatotopic Organization of Human Secondary Somatosensory Cortex. *Cerebral Cortex*, 11(5):463–473.
- Runde S (2000). *Design and Analysis of fMRI Experiments Probing Brain Activity Induced by Tactile Stimulation*. Diplomarbeit. Heidelberg.
- Russo G & Dellantonio A (1989). Influence of Phenomenal Time on Perceived Space. *Perceptual and Motor Skills*, 68(3 Pt 1):971–984.
- Saad ZS, Ropella KM, Cox RW & DeYoe EA (2001). Analysis and Use of fMRI Response Delays. *Human Brain Mapping*, 13(2):74–93.
- Schemmel J (1999). *An Integrated Analog Network for Image Processing*. Doktorarbeit. Heidelberg.
- Scholz W (1924). Experimentelle Untersuchungen über die phänomenale Größe von Raumstrecken, die durch Sukzessiv-Darbietung zweier Reize begrenzt werden. *Psychologische Forschung*, 5:219–272.
- Servos P, Zacks J, Rumelhart DE & Glover GH (1998). Somatotopy of the human arm using fMRI. *NeuroReport*, 9(4):605–609.
- Sherrick CE & Rogers R (1966). Apparent haptic movement. *Perception & Psychophysics*, 1(6):175–180.
- Shore DI, Hall SE & Klein RM (1998). Auditory saltation: A new measure for an old illusion. *Journal of the Acoustical Society of America*, 103(6):3730–3733.

- Spearman C (1904). The proof and measurement of association between two things. *American Journal of Psychology*, 15(1):72–101.
- Spearman C (1906). “Footrule“ for Measuring Correlation. *British Journal of Psychology*, 2:89–108.
- Sterr A, Müller MM, Elbert T, Rockstroh B, Pantev C & Taub E (1998). Perceptual Correlates of Changes in Cortical Representation of Fingers in Multifinger Braille Readers. *Journal of Neuroscience*, 18(11):4417–4423.
- Talairach J & Tournoux P (1988). *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain*. Thieme, New York.
- Titchener EB & Parrish CS (1897). Minor studies from the psychological laboratory of Cornell university: Localization of cutaneous impressions by arm movements without pressure upon the skin. *American Journal of Psychology*, 8(2):250–267.
- Tipper SP, Lloyd D, Shorland B, Dancer C, Howard LA & McGlone F (1998). Vision influences tactile perception without proprioceptive orienting. *NeuroReport*, 9(8):1741–1744.
- Turman AB, Morley JW & Rowe MJ (1998). Functional Organization of the Somatosensory Cortex in the Primate. In JW Morley (Ed.). *Neural Aspects in Tactile Sensation (pp. 167–193)*. Amsterdam: Elsevier.
- Trepel M (1995). *Neuroanatomie: Struktur und Funktion*. München, Wien, Baltimore: Urban & Schwarzenberg.
- Verbeke G & Molenberghs G (Eds., 1997). *Linear Mixed Models in Practice: A SAS-Oriented Approach*. New York: Springer.
- Vierordt K (1870). Die Abhängigkeit der Ausbildung des Raumsinnes der Haut von der Beweglichkeit der Körperteile. *Zeitschrift für Biologie*, 6:53–72.
- Wang X, Merzenich MM, Sameshima K & Jenkins WM (1995). Remodelling of hand representation in adult cortex determined by timing of tactile stimulation. *Nature*, 378(6552):71–5.

- Weber EH (1834). *De pulsu, resorptione, auditu et tactu. Annotationes anatomicae et physiologicae*. Lipsiae: Koehler.
- Weinstein S (1968). Intensive and extensive aspects of tactile sensitivity as a function of body part, sex, laterality. In Kenshalo D (Ed.). *The Skin Senses* (pp. 195–222). New York: Plenum Press.
- Weinstein S (1993). Fifty Years of Somatosensory Research: From Semmes-Weinstein Monofilaments to the Weinstein Enhanced Sensory Test. *Journal of Hand Therapy*, 6(1):11–22.
- Wiemer J, Spengler F, Joublin F, Stagge P & Wacquant S (2000). Learning cortical topography from spatiotemporal stimuli. *Biological Cybernetics*, 82(2):173–187.
- Wolpert DM, Goodbody SJ & Husain M (1998). Maintaining internal representations: the role of the human superior parietal lobe. *Nature Neuroscience*, 1(6):529–533.
- Worsley KJ & Friston KJ (1995). Analysis of fMRI Time-Series Revisited - Again. *NeuroImage*, 2(3):173–181.
- Yang TT, Gallen C, Schwartz B, Bloom FE, Ramachandran VS & Cobb S (1994). Sensory maps in the human brain. *Nature*, 368(6472):592–593.
- Zilles K & Rehkämper G (1994). *Funktionelle Neuronanatomie: Lehrbuch und Atlas*. 2. korr. Aufl. Berlin, Heidelberg: Springer.

Anhänge

A Anhang Methodik

A.1 Vergleich des eigenen Versuchsaufbaus mit dem von Geldard & Sherrick 1990

Die vorliegenden experimentellen Anordnungen unterscheiden sich in verschiedenen Punkten vom experimentellen Aufbau, den Geldard und seine Kollegen (Geldard, 1975; Geldard & Sherrick, 1972; Geldard & Sherrick, 1990; Geldard, Sherrick & Cholewiak, 1981a, 1981b) zur Untersuchung des Saltationsphänomens hauptsächlich verwendeten.

- Die Stimulusdauer mit 40 bzw. 20 ms liegt deutlich über der von Geldard und seinen Kollegen verwendeten Reizdauer von 2 ms (s. Kap. 3.1.2, S. 31).
- Die wahrgenommenen Reizpositionen aller Stimuli eines Reizmusters werden erhoben. Geldard und seine Kollegen erfragten nur die wahrgenommene Reizposition von S1 (s. Kap. 3.1.7, S. 39).
- Die wahrgenommenen Reizpositionen werden mit einem Punktlokalisationsverfahren erhoben. Geldard und seine Kollegen verwendeten ein Herstellungsverfahren (s. Kap. 3.1.7, S. 39). Dabei wird die Reizposition von S1 in Bezug zur Strecke zwischen S0 und S2 gesetzt.
- Die Länge der ISI zwischen S1 und S2 unterlag bei Geldard und seinen Kollegen der Kontrolle des Probanden (s. Kap. 3.1.7, S. 39). In der vorliegenden Arbeit wird die Länge des ISI vom Versuchsleiter vorgegeben.
- Die Reizgeber sind in allen Untersuchungen dieser Arbeit durch einen Sichtschutz verdeckt, um einer visuellen Verankerung der Reize vorzubeugen. Bei Geldard und seinen Mitarbeitern waren diese sichtbar (s. Abb. 3.8, Kap. 3.1.7, S. 39).

A.2 Steuersoftware VISOR

Das Computerprogramm VISOR wurde von Dr. Dipl.-Phys. J. Schemmel am Kirchhoff Institut für Physik in Heidelberg entwickelt (Version: VISORNT/0) und von Dipl.-Phys. T. Maucher weiterentwickelt (Version: VISORNT/1). Die Entwicklung der Linux-Version des Programms (Version: VISORLinux/1) wurde von Dipl.-Math.

J. Keuchel am Lehrstuhl für Bildverarbeitung, Mustererkennung und Computergrafik der Universität Mannheim vorgenommen.

Die Programme VISORNT/0 und VISORNT/1 laufen unter dem Betriebssystem Windows® NT 4.0. Da bei diesem anders als bei echtzeitfähigen Betriebssystemen wie Linux nicht festgelegt ist, wie viel Prozessorzeit den laufenden Programmen durch Betriebssystemprozesse entzogen werden darf, kommt es bei diesen Programmen zu Unterbrechungen von nicht vorhersagbarer Länge. Für den Betrieb des Programms unter Windows® NT 4.0 hat dies zur Folge, dass die ISI nicht zeitgenau eingehalten werden.

Bei einem angestrebten ISI von 1000 ms wird in 91 % der Fälle ($n=233$) nur ein sehr geringfügiger Fehler gemessen. Das gemessene Intervall beträgt im Mittel 1046 ms ($SD=3$ ms). Bei den restlichen 9 % der Fälle liegt das gemessene Intervall im Mittel bei 408 ms mit einer Schwankungsbreite von 284 ms (SD).

Bei einem angestrebten ISI von 100 ms tritt diese Verkürzung nicht auf. Die gemessenen Werte ($n=55$) liegen im Mittel bei 106 ms mit einer geringen Schwankungsbreite ($SD=3$ ms). Ähnliches ergibt sich bei den Messungen mit einem angestrebten ISI von 220 ms. Auch hier tritt eine Verkürzung nicht auf. Die gemessenen Werte ($n=100$) liegen im Mittel bei 226 ms und die Schwankungsbreite ist gering ($SD=2$ ms).

Der durch das Betriebssystem (Windows® NT 4.0) verursachte Fehler tritt nur bei langen ISI auf (1000 ms) und ist nur in 9% der Fälle, also relativ selten, zu beobachten. Zudem ist bei der Mehrzahl der fehlerhaften ISI ($M=408$ ms) davon auszugehen, dass die Länge noch ausreicht, um eine integrative Verarbeitung der zwei aufeinander folgenden Reize zu verhindern, die bei dieser Zeitabfolge nicht intendiert ist. Die Fehlerquelle wird für Hauptstudie 2 durch die Verwendung der echtzeitfähigen Programmversion (VISORLinux/1) ausgeschlossen. Diese wurde zur Verwendung unter dem Betriebssystem SuSE Linux 7.0 mit einer Real-Time-Erweiterung entwickelt.

A.3 Probandeninformation

A.3.1 Vorstudien 1, 2 und Hauptstudie 1

In Vorstudie 1 lauteten die mündlichen und schriftlichen Informationen zum Experiment wie folgt:

Information zum Experiment

Vielen Dank, dass Sie sich bereit erklärt haben, am folgenden Experiment teilzunehmen.

Im Experiment zur Körperwahrnehmung soll untersucht werden, wie genau taktile Reize auf der Haut wahrgenommen werden können. Sie bekommen in der ca. 60-minütigen Untersuchung kurze absolut schmerz-

freie Druckreize auf Ihren Unterarm. Ihre Aufgabe in diesem Experiment ist es immer anzugeben, wo sie jeweils die Reize gespürt haben.¹

Falls Ihnen die Reize zu stark sein sollten, teilen Sie dies bitte sofort Ihrem Versuchsleiter mit. Über ein Raummikrofon können Sie jederzeit Kontakt zu diesem im Nebenraum aufnehmen. Die Druckstärke wird dann vermindert. Dies ist auch während des laufenden Experiments möglich. Sie können das Experiment jederzeit abbrechen, ohne dass Ihnen Nachteile entstehen.

Ihre persönlichen Daten werden vertraulich behandelt und die Messwerte anonymisiert ausgewertet. Wenn Sie dies durchgelesen haben, unterschreiben Sie bitte die unten stehende Einverständniserklärung.

A.3.2 Hauptstudie 2

In Hauptstudie 2 wurden die Probanden in mündlicher und schriftlicher Form wie folgt über das Experiment informiert:

Information zum Experiment

Vielen Dank, dass Sie sich bereit erklärt haben, an dieser Untersuchung zur Körperwahrnehmung teilzunehmen. Es geht in dieser Untersuchung darum festzustellen, wie genau der Ort, an dem eine Berührung stattfand, angegeben werden kann.

Über kleine Metallstifte wird ihr Unterarm an verschiedenen Stellen angetippt. Diese Berührungen fühlen sich an, wie wenn Sie sich mit einem Kugelschreiber auf den Arm tippen. Ihre Aufgabe ist es dabei anzugeben, wo genau Sie die Berührung gespürt haben.

Die Untersuchung dauert 1½ bis 2 Stunden.

Sie haben jederzeit das Recht, die Untersuchung ohne Angabe von Gründen abzubrechen. Ihre persönlichen Daten werden vertraulich behandelt und anonymisiert ausgewertet.

Wenn Sie dies durchgelesen haben und mit den oben genannten Punkten einverstanden sind, unterschreiben Sie bitte die unten stehende Einverständniserklärung.

A.3.3 Hauptstudie 3

Zur allgemeinen Information über eine Untersuchung mit Magnetresonanztomographie wurde der kommerziell erhältliche Bogen: Dokumentierte Patientenaufklärung:

¹In Vorstudie 2.1 und Hauptstudie 1 wurde an dieser Stelle folgender Satz ergänzt: Zur Beobachtung evtl. vorhandener Veränderungen in der Körperwahrnehmung möchten wir Sie bitten, noch an zwei weiteren Terminen teilzunehmen.

Basisinformation zum Aufklärungsgespräch (Firma proCompliance, Bestell-Nr. 621-242) verwendet. In diesem Bogen ist eine Einwilligungserklärung enthalten. Die Stichprobe der Hauptstudie 3 besteht aus Mitarbeitern des Labors für Klinische Psychophysiologie, die mit MRT-Untersuchungen vertraut sind. Sie wurden darauf hingewiesen, dass Sie während der Messung möglichst still liegen müssen, um eine gute Bildqualität zu erreichen.

Die Informationen zum Experiment lauteten wie folgt:

Information zum Experiment

Sie erhalten während der Untersuchung kurze Berührungsreize auf Ihre linke Fußsohle. Nach einer Reihe von Reizen folgt immer eine kurze Pause, in der ebenfalls Messungen mit dem Magnetresonanztomographen stattfinden. Danach folgen wieder eine Reihe von Reizen und danach wieder eine kurze Pause u.s.w. Eine solche Messung dauert insgesamt neun Minuten. Insgesamt werden vier unterschiedliche Messungen durchgeführt. Bei der ersten Messung werden Sie noch keine Berührungsreize erhalten. Sie dauert ungefähr 5 Minuten. Danach erfolgt eine Pause von ein paar Minuten, in denen keine Messung erfolgt, in der Sie aber bitte trotzdem so ruhig wie möglich liegen bleiben. Danach folgt die zweite Messung, diesmal mit Berührungsreizen. Diese dauert neun Minuten. Auch nach dieser Messung kommt eine Pause von mehreren Minuten, in der keine Messung stattfindet. Bitte bleiben Sie auch in dieser Pause so ruhig wie möglich liegen. Es folgen noch eine dritte und nach einer Pause noch eine vierte Messung mit Berührungsreizen. Danach ist die Untersuchung beendet und ich werde Sie aus dem Tomographen herausfahren. Insgesamt dauert die Untersuchungszeit im Tomographen ungefähr 60 Minuten.

A.4 Einverständniserklärung

Die schriftliche Einverständniserklärung, die den Probanden in allen Experimenten vorgegeben wurde, lautete wie folgt:

Einverständniserklärung

Ich erkläre hiermit, dass ich mich freiwillig zur Teilnahme am Experiment zur Untersuchung der taktilen Wahrnehmung bereit erklärt habe. Über den Versuchsablauf wurde ich mündlich und schriftlich informiert. Mir ist bekannt, dass ich die Untersuchung zu jedem Zeitpunkt abbrechen kann und mir daraus keine Nachteile entstehen.

Mannheim, den (Datum), (Unterschrift)

A.5 Fragebogen (Hauptstudie 3)

TVSS – fMRI:

Protokollbogen

01. Saltation (Reizfile: _____)	
1.1. Konnten Sie die 3 Muster unterscheiden?	Unterschiede Ja Nein
1.2. Woran haben Sie den Unterschied festgemacht?	Zeit Strecke S1
Merkmal: _____	
1.3 Die folgenden Fragen beziehen sich nur auf die 1. Gruppe	Merkmal: _____
Wie viele Berührungen haben Sie in einer Gruppe gespürt?	Anzahl: _____
Wie lang schätzen Sie die Strecke zwischen den äußeren Berührungen ein?	Strecke: _____ cm
Bei wie viel Prozent der Strecke zwischen Berührung 1 und 3 lag die mittlere Berührung?	Lokalisation: _____ %
1.4 Die folgenden Fragen beziehen sich nur auf die 2. Gruppe	Merkmal: _____
Wie viele Berührungen haben Sie in einer Gruppe gespürt?	Anzahl: _____
Wie lang schätzen Sie die Strecke zwischen den äußeren Berührungen ein?	Strecke: _____ cm
Bei wie viel Prozent der Strecke zwischen Berührung 1 und 3 lag die mittlere Berührung?	Lokalisation: _____ %
1.5 Die folgenden Fragen beziehen sich nur auf die 3. Gruppe	Merkmal: _____
Wie viele Berührungen haben Sie in einer Gruppe gespürt?	Anzahl: _____
Wie lang schätzen Sie die Strecke zwischen den äußeren Berührungen ein?	Strecke: _____ cm
Bei wie viel Prozent der Strecke zwischen Berührung 1 und 3 lag die mittlere Berührung?	Lokalisation: _____ %
Bemerkungen:	

Abbildung A.1: Fragebogen zur Abfrage der Schätzurteile aus Hauptstudie 3. Die Abfrage wurde durch den Versuchsleiter mündlich durchgeführt.

A.6 Instruktionen

A.6.1 Sitzposition

Die Information über das Reizgerät und die Instruktion zur Sitzposition lauteten in Vorstudie 1 und 2 und in Hauptstudie 1 und 2 wie folgt:

Bitte nehmen Sie hier Platz. Bitte legen Sie alles ab - Schmuck, Uhr oder Sonstiges - was Sie an Ihrem linken Arm tragen. Krempeln Sie bitte ihren linken Ärmel hoch, so dass Ihr Unterarm bis knapp vor dem Ellenbogen frei ist. Bitte achten Sie darauf, dass der Stoff nirgends drückt oder Ihnen das Blut abschnürt. (Falls ein Kleidungsstück zu eng sein sollte, ziehen Sie es bitte aus.)

Sie sehen hier links neben sich diese Schale. In dieser Schale wird Ihr Arm liegen. Aus dem Boden der Schale werden die Metallstifte durch Druckluft herausgedrückt. Sie stehen dann ein kleines Stück aus dieser Schale heraus, und drücken so auf ihren Unterarm, der in dieser Schale liegen wird.²

Legen Sie nun bitte Ihren Arm so in die Schale, dass Sie bequem sitzen. Ich werde nun mit einem wasserlöslichen Stift die Position Ihres Armes markieren, falls Sie den Arm bewegen müssen.

A.6.2 Vorstudie 1: Experimentelle Prozedur

Die Instruktionen für die Experimente sind jeweils den unterschiedlichen experimentellen Bedingungen angepasst und weichen daher leicht voneinander ab.

Sie bekommen nun jeweils mehrere Reize in kurzen Abständen hintereinander. Bitte geben Sie danach an, wie viele Reize sie gespürt haben und wo Sie die Reize gespürt haben. Benutzen Sie hierfür das Lineal, welches Sie hier sehen. Geben Sie bitte so genau wie möglich den Wert an, hinter dem Sie den Reiz gespürt haben. Halten Sie bitte bei der Rückmeldung die Reihenfolge ein, in der Sie die Reize gespürt haben.

Wir üben dies zunächst an einem Probedurchlauf.

Vorführen eines Probedurchlaufs.

Wie viele Reize haben Sie gespürt? Nun geben Sie bitte an, wo Sie die Reize gespürt haben. Denken Sie an die Reihenfolge.

²Diese Gerätebeschreibung gilt nicht für Vorstudie 1 und Hauptstudie 2, in denen jeweils die Reizgeber von oben auf den dorsalen Unterarm appliziert wurden. Sie wurde für diese Studien entsprechend angepasst.

Der Probedurchlauf wurde je nach Notwendigkeit auch mehrmals durchgeführt, bis der Proband die Durchführung der Aufgabe beherrschte. Erst danach folgten die Instruktionen zur Lärmmaskierung.

Damit Ihre Aufmerksamkeit nicht von Außengeräuschen beeinträchtigt wird, setzen Sie bitte den bereitliegenden Kopfhörer auf. Sie erhalten über diesen Kopfhörer ein gleichmäßig rauschendes Geräusch. Falls Ihnen die Lautstärke unangenehm sein sollte, sagen Sie mir Bescheid. Sie können jederzeit über ein Räummikrofon Kontakt zu mir aufnehmen. Ich werde über den Kopfhörer antworten.

Haben Sie noch Fragen?

A.6.3 Vorstudie 2: Experimentelle Prozedur

Innerhalb der Vorstudie 2 fand ein Wechsel der Abfragetechnik statt. In Vorstudie 2.1 wurde zur Abfrage das parallel zur Armschiene angebrachte Lineal verwendet. In Vorstudie 2.2 wurde die Abfrage der wahrgenommenen Reizpositionen mit dem 3D-Positionsgeber durchgeführt (s. Kap. 5.1.3, S. 85). Daher wird dieser Teil der Instruktion jeweils getrennt für die beiden Studien dargestellt. Der Rest der Instruktionen blieb für beide Studien gleich.

Sie bekommen nun jeweils mehrere Reize in kurzen Abständen hintereinander. Danach kommt eine kurze Pause von drei Sekunden, nach der Sie die gleichen Reize ein weiteres Mal erhalten. Eine solche Einheit von mehreren Reizen erhalten Sie insgesamt zehnmal hintereinander, jeweils mit einer kurzen Pause von drei Sekunden zwischen den Einheiten. Erst nach diesen 10 Durchgängen geben Sie bitte an, wie viele Reize Sie innerhalb einer Einheit gespürt haben und wo Sie die Reize gespürt haben.

Vorstudie 2.1: Benutzen Sie hierfür das Lineal, welches Sie hier sehen. Geben Sie bitte so genau wie möglich den Wert an, auf dessen Höhe Sie den Reiz gespürt haben. Halten Sie bei der Rückmeldung bitte die Reihenfolge ein, in der Sie die Reize gespürt haben.

Vorstudie 2.2: Benutzen Sie hierfür den bereitliegenden Stift. Es ist ein elektronischer Abstandsmesser, der Ihre Angaben aufzeichnet. Legen Sie dazu den Stift an der Kante der Armschale auf der Höhe an, auf der Sie den Reiz gespürt haben und drücken Sie den Knopf. Die Haut sollte dabei nicht berührt werden! Bitte beachten Sie dabei unbedingt die Reihenfolge der Reize und zeigen Sie diese auch in dieser Reihenfolge an.

Wir üben dies zunächst an einem Probedurchlauf.

Vorführen eines Probedurchlaufs.

Wie viele Reize haben Sie gespürt? Nun geben Sie bitte an, wo Sie die Reize gespürt haben. Denken Sie an die Reihenfolge.

Der Probedurchlauf wurde je nach Notwendigkeit auch mehrmals durchgeführt, bis der Proband die Durchführung der Aufgabe beherrschte. Erst danach folgten die Instruktionen zur Lärmmaskierung.

Damit Ihre Aufmerksamkeit nicht von Außengeräuschen beeinträchtigt wird, setzen Sie bitte den bereitliegenden Kopfhörer auf. Sie erhalten über diesen Kopfhörer ein gleichmäßig rauschendes Geräusch. Falls Ihnen die Lautstärke unangenehm sein sollte, sagen Sie mir Bescheid.

Sie können jederzeit über ein Raummikrofon Kontakt zu mir aufnehmen. Ich werde über den Kopfhörer antworten.

Haben Sie noch Fragen?

A.6.4 Hauptstudie 1: Experimentelle Prozedur

Die Instruktionen für Hauptstudie 1 lauteten wie folgt:

Sie bekommen nun jeweils einen oder mehrere Reize in kurzen Abständen hintereinander. Danach kommt eine kurze Pause von drei Sekunden, nach der Sie den gleichen Reiz oder die gleichen Reize ein weiteres Mal erhalten. Eine solche Einheit von einem oder mehreren Reizen erhalten Sie insgesamt zehnmal hintereinander, jeweils mit einer kurzen Pause von drei Sekunden zwischen den Einheiten. Erst nach diesen 10 Durchgängen geben Sie bitte an, wie viele Reize Sie innerhalb einer Einheit gespürt und wo Sie die Reize gespürt haben. Benutzen Sie hierfür den bereitliegenden Stift. Es ist ein elektronischer Abstandsmesser, der Ihre Angaben aufzeichnet. Legen Sie dazu den Stift auf der Höhe, wo Sie den Reiz gespürt haben, an der Kante der Armschale an und drücken Sie den Knopf. Die Haut sollte dabei nicht berührt werden! Bitte beachten Sie dabei unbedingt die Reihenfolge der Reize und zeigen Sie diese auch in dieser Reihenfolge an.

Wir üben dies zunächst an einem Probedurchlauf.

Vorführen der Probedurchläufe: Reizmuster SS und RR

Wie viele Reize haben Sie gespürt? Nun geben Sie bitte an, wo Sie die Reize gespürt haben. Denken Sie an die Reihenfolge.

Der Probedurchlauf wurde je nach Notwendigkeit auch mehrmals durchgeführt, bis der Proband die Durchführung der Aufgabe beherrschte. Erst danach folgten die Instruktionen zur Lärmmaskierung.

Damit Ihre Aufmerksamkeit nicht von Außengeräuschen beeinträchtigt wird, setzen Sie bitte den bereitliegenden Kopfhörer auf. Sie erhalten über diesen Kopfhörer ein gleichmäßig rauschendes Geräusch. Falls Ihnen die Lautstärke unangenehm sein sollte, sagen Sie mir Bescheid.

Sie können jederzeit über ein Raummikrofon Kontakt zu mir aufnehmen. Ich werde über den Kopfhörer antworten.

Haben Sie noch Fragen?

A.6.5 Hauptstudie 2: Intensitätsvergleich

In Hauptstudie 2 wurde zunächst ein Vergleich der Reizgeber auf Intensitätsunterschiede vorgenommen. Aufgrund der Urteile der Probanden wurde die Intensität des jeweiligen Reizgebers erhöht oder verringert. Nach diesem Intensitätsvergleich schloss sich die experimentelle Prozedur zur Schätzung der Reizorte an.

Die Instruktionen für den Intensitätsvergleich der Reizgeber lauteten wie folgt:

Wir beginnen jetzt damit, dass Sie immer zwei Druckreize hintereinander bekommen. Sie sollen bitte beurteilen, ob sich die zwei Reize in der Stärke unterscheiden. Bitte entscheiden Sie, welcher der beiden Reize sich stärker anfühlt.

Achten Sie bitte auf beide Reize. Welcher fühlt sich stärker an, der erste oder der zweite Reiz?

In einem Durchgang wurde jeder Reizgeber (L2–L8) viermal mit dem Referenzreizgeber (L1) verglichen. Die Prozedur wurde mit der folgenden Instruktion bis zu viermal wiederholt (s. Kap. 5.5.4, S. 101).

Zur Kontrolle bekommen Sie noch einmal alle Druckreiz-Paare hintereinander. Bitte überprüfen Sie die Stärke der Druckreize. Fühlen sich die Druckreize gleich stark an?

A.6.6 Hauptstudie 2: Experimentelle Prozedur

In Hauptstudie 2 wurden zwei unterschiedliche Applikationsformen verwendet (s. Kap. 9.2.2, Abschnitte: Reizgeberanordnung 3 und Reizgeberanordnung 4, S. 86), die unterschiedliche Instruktionen erfordern. Daher weichen die Instruktionen leicht voneinander ab. Die Abweichungen werden im Folgenden kenntlich gemacht. Der Rest der Instruktionen ist bei beiden Applikationsformen identisch.

Sie erhalten nun Druckreize bzw. kurze Berührungen an verschiedenen Stellen des Unterarms. Es gibt drei Klassen von Druckreizen.

In der ersten Klasse erhalten Sie jeweils einen einzelnen Reiz und geben dann an, wo Sie ihn gespürt haben.

In der zweiten Klasse erhalten Sie jeweils zwei Druckreize kurz hintereinander und werden dann gefragt, wo Sie die Berührungen gespürt haben.

In der dritten Klasse erhalten Sie jeweils drei Druckreize kurz hintereinander und werden dann gefragt, wo Sie die Berührungen gespürt haben.

Ich kündige Ihnen immer an, aus welcher Klasse die folgenden Reize sind. Sie erhalten dann nur Druckreize aus dieser Klasse, bis ich Ihnen einen Wechsel der Klasse ankündige und Sie Druckreize aus einer anderen erhalten. Wenn Sie mehr oder weniger Reize als angekündigt spüren, teilen Sie mir dies bitte mit.

Die Angaben, wo Sie eine Berührung gespürt haben, machen Sie bitte, indem Sie mit diesem Stift auf den Ort auf Ihrem Oberarm deuten, unter dem Sie den Druck gespürt haben. In der Spitze dieses Stiftes ist ein Raumsensor, der bestimmt, wo sich die Stiftspitze im Raum befindet. Die Raumkoordinaten werden aufgezeichnet.

Gruppe 1 erhielt die Reize mit Reizgeberanordnung 3 von unten auf den ventralen Unterarm, während Gruppe 2 die Reize mit Reizgeberanordnung 4 von oben auf den dorsalen Unterarm erhielt.

Gruppe 1 Obwohl Sie den Druck auf die Unterseite bekommen, sollen Sie den Ort auf der Oberseite anzeigen. Halten Sie dabei die Spitze genau über den Ort, unter dem Sie den Reiz gespürt haben. Bitte legen Sie hierzu den Stift auf der Kante der Armschale auf und fahren mit der Spitze über den Punkt, unter dem Sie den Druck gespürt haben. Liegt die Spitze über dem richtigen Ort, drücken Sie bitte auf diesen schwarzen Knopf. Bitte drücken Sie deutlich und nicht so schnell hintereinander. Bitte achten Sie darauf, den Arm mit der Spitze des Stiftes nicht zu berühren.

Gruppe 2 Den Druckreiz bekommen Sie hinter diesem Sichtschutz. Bitte legen Sie den Stift mit der Spitze an dem Sichtschutz auf der Höhe an, auf der Sie den Druck gespürt haben. Auf dem Sichtschutz befinden sich zwei waagrechte Striche. Versuchen Sie, die Spitze des Stiftes zwischen diesen Strichen anzulegen. Liegt die Spitze über dem richtigen Ort, drücken Sie bitte auf diesen schwarzen Knopf. Bitte drücken Sie deutlich und nicht so schnell hintereinander. Bitte achten Sie darauf, den Arm mit der Spitze des Stiftes nicht zu berühren.

Die folgenden Instruktionen gelten wieder für beide Gruppen gleichermaßen.

Wenn Sie zwei oder drei Druckreize hintereinander bekommen, sollen Sie für jeden erhaltenen Druckreiz anzeigen, wo Sie diesen gespürt haben.

Wichtig ist, dass Sie die Reizorte der Reihe nach markieren, in der Sie die Reize gespürt haben. Also zunächst den Ort vom ersten Druckreiz, dann vom zweiten usw.

Haben Sie zu dem bisher gesagten noch Fragen?

Wir üben dies zunächst an einem Probedurchlauf.

Vorführen der Probedurchläufe: Reizmuster SS und RR

Wie viele Reize haben Sie gespürt? Nun geben Sie bitte an, wo Sie die Reize gespürt haben. Denken Sie an die Reihenfolge.

Der Probedurchlauf wurde je nach Notwendigkeit auch mehrmals durchgeführt, bis der Proband die Durchführung der Aufgabe beherrschte. Erst danach folgten die Instruktionen zur Lärmmaskierung.

Damit Ihre Aufmerksamkeit nicht von Außengeräuschen beeinträchtigt wird, setzen Sie bitte den bereitliegenden Kopfhörer auf. Sie erhalten über diesen Kopfhörer ein gleichmäßig rauschendes Geräusch. Falls Ihnen die Lautstärke unangenehm sein sollte, sagen Sie mir Bescheid.

Sie können jederzeit über ein Raummikrofon Kontakt zu mir aufnehmen. Ich werde über den Kopfhörer antworten.

Haben Sie noch Fragen?

A.6.7 Hauptstudie 3: Experimentelle Prozedur

In Hauptstudie 3 wurde den Probanden in Messung 2 und 3 (Vorgabe spatiotemporaler Reizmuster) folgende Instruktion zur Durchführung des Experimentes gegeben.

Sie bekommen nun gleich durch die Metallstifte die hier ausgefahren werden (Reizgeberanordnung 5 zeigen) kurze nicht schmerzhaft Berührungsreize auf Ihre linke Fußsohle.

Drei Berührungsreize folgen kurz nacheinander und gehören jeweils zusammen in eine Gruppe. Nach jeder Reizgruppe folgt jeweils eine kurze Pause von ca. 2 Sekunden. Die Berührungsreize können an der gleichen Stelle vorgegeben werden oder an verschiedenen. Insgesamt gibt es drei solcher Gruppen, die sich voneinander unterscheiden.

Ihre Aufgabe ist es herauszufinden, ob Sie tatsächlich drei Gruppen unterscheiden können und woran Sie den Unterschied bemerken.

Eine Gruppe von drei Berührungsreizen wird immer siebenmal wiederholt, damit haben Sie genügend Zeit sich diese Gruppe von Reizen gut einzuprägen. Nach den sieben Wiederholungen kommt ca. eine halbe Minute Pause, sie erhalten keine Berührungsreize. Nach dieser Pause kommt eine zweite Gruppe von Berührungsreizen, auch wieder siebenmal. Und nach einer erneuten Pause wird die dritte Gruppe siebenmal vorgegeben. Nach der nächsten Pause fängt die Abfolge wieder mit der ersten Gruppe von Berührungsreizen an, dann kommt eine Pause und dann die zweite Gruppe

Achten Sie bitte darauf, ob Sie die drei Gruppen unterscheiden können und woran Sie den Unterschied merken.

Bei jeder Gruppe interessiert mich auch wie Sie jeweils die Strecke zwischen den beiden äußeren Berührungsreizen, also dem 1. und dem 3. in einer Gruppe, einschätzen, bitte in Zentimetern. Sind beide Berührungsreize an einer Stelle, dann beträgt die Strecke 0 cm.

Achten Sie weiterhin darauf, wo jeweils der 2. Berührungsreiz in einer Gruppe ist. Wo auf der Strecke zwischen dem 1. und dem 3. Berührungsreiz liegt dieser Reiz? Merken Sie es sich am Besten in Prozent.

Vielleicht verändern sich Ihre Urteile mit der Zeit. Bitte geben Sie mir dann die letzten von Ihnen geschätzten Urteile an und teilen Sie mir mit, ob und welche Veränderungen es über die Zeit gab. Zum Beispiel könnten Sie zwischen 1. und 3. Berührungsreiz beim ersten Mal eine Strecke von 8 cm wahrnehmen, beim nächsten Mal eine von 10 cm.

Haben Sie zu dem bisher Gesagten noch Fragen?

Wir üben dies zunächst an einem Probedurchlauf.

Vorführen der Probedurchläufe: Reizmuster RR

Wie lang ist die Strecke zwischen 1. und 3. Berührungsreiz? Und wo auf dieser Strecke liegt der mittlere Reiz?

Der Probedurchlauf wurde je nach Notwendigkeit auch mehrmals durchgeführt, bis der Proband die Durchführung der Aufgabe beherrschte. Erst danach folgten die Instruktionen zum Ablauf der MRT-Messungen.

Sie werden sich gleich auf die Liege des Tomographen legen. Bitte achten Sie darauf, dass Sie bequem liegen, da Sie während der Messungen so ruhig wie möglich liegen sollen. Wenn der Tomograph misst hören Sie das an den Geräuschen, die er macht. Bitte bleiben Sie auch während der Pausen, in denen der Tomograph nicht misst, so ruhig wie möglich liegen.

In diesen Pausen werde ich Ihre Einschätzungen abfragen. Sie werden mich über diese Kopfhörer hören und ich werde Sie über ein Mikrofon, das im Tomographen angebracht ist hören.

In der ersten Messung, die fünf Minuten dauert erhalten Sie noch keine Berührungsreize. Nach einer kurzen Pause folgt dann eine Messung in der Sie Berührungsreize erhalten, die Sie aber noch nicht einschätzen sollen. Diese dauert ungefähr neun Minuten. Nach einer Pause von mehreren Minuten folgen zwei weitere Messungen, in denen Sie Berührungsreize erhalten, bei denen Sie die Einschätzung vornehmen sollen. Die beiden Messungen dauern ebenfalls jeweils neun Minuten. Ich melde mich bei Ihnen jeweils in der Pause nach den Messungen, um Ihre Einschätzungen abzufragen. Nach diesen ist die Messung beendet.

Haben Sie noch Fragen?

A.7 Statistische Auswertung der fMRT-Daten

Die Auswertung der fMRT-Daten mit dem Computerprogramm AFNI (Cox, 1996) wurde mit einer multiplen linearen Regressionsanalyse durchgeführt (Prozedur 3d-Deconvolve). Die Signifikanz der Regression wird mit einer F-Statistik getestet. Getestet wird, ob die Zeitreihe nur aus Rauschen besteht oder durch eine Funktion aus Rauschen und Signal besser erklärt werden kann. Rauschen ist modelliert aus einem konstanten, einem linearen Trend und aus einer unabhängigen gausschen Zufallsvariation. Als Signal wird der Anteil an Varianz in der Zeitreihe bezeichnet, der durch die Referenzfunktionen erklärt wird. Da die Referenzfunktion aus der Stimulusfunktion und einer Funktion, die die hämodynamische Funktion abbildet, modelliert wurde, spiegelt sich in diesem Signalanteil, die Varianz wider, die durch die Variation der Stimulusfunktion aufgeklärt wird. Erwartet wird, dass durch Signal und Rauschen mehr Varianz aufgeklärt wird, als nur durch Rauschen.

$$F = \frac{\frac{SSE(B) - SSE(F)}{df_B - df_F}}{\frac{SSE(F)}{df_F}}$$

SSE(B) ist die Fehlervarianz des Modells in die nur Rauschen eingeht. SSE(F) ist die Varianz des Modells in die Rauschen und Signal eingehen. Ein kleiner F-Wert bedeutet, dass nur Rauschen in der Zeitreihe erhalten ist, während ein großer F-Wert einen hohen Signalanteil in der Zeitreihe indiziert.

B Anhang Ergebnisse

B.1 Vorstudie 1

B.1.1 Vergleich der Abfolgebedingungen: „reduced rabbit“

Aus Abbildung B.1 ergibt sich kein Hinweis auf einen Einfluss der Abfolgebedingung auf die Höhe der Fehllokalisation von S1.

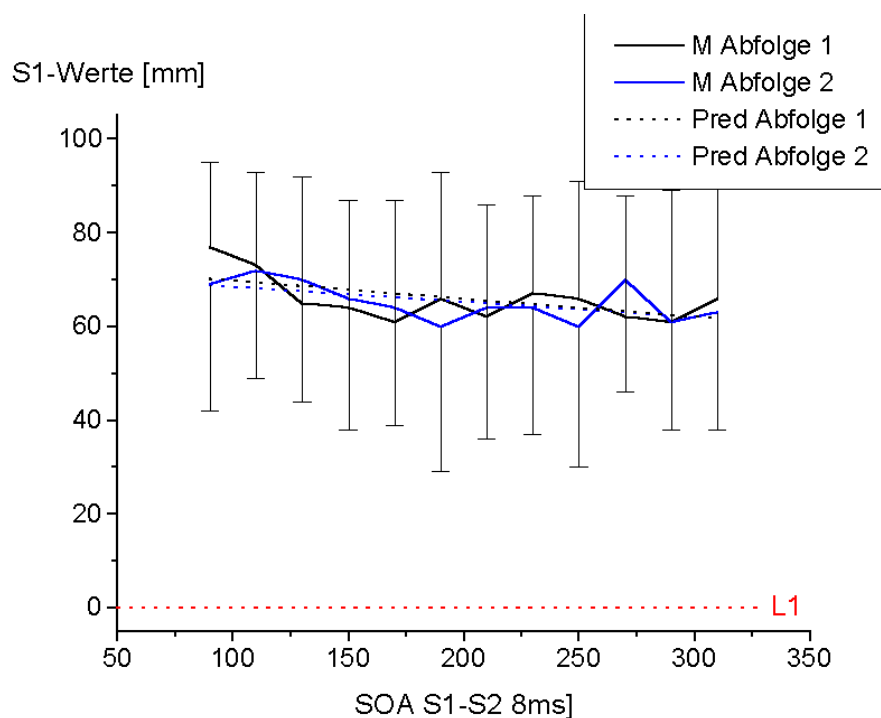


Abbildung B.1: Einfluss der Abfolgebedingung auf die Lokalisation von S1 beim „reduced rabbit“. Dargestellt sind die mittleren Schätzwerte (M) von S1 ($n = 4$; $N_{Pb} = 7$) getrennt für die SOA S1–S2-Bedingungen in aufsteigender (Abfolge 1; schwarz) und absteigender (Abfolge 2; blau) Reihenfolge. Die Standardabweichungen wurden aus den probandenweise berechneten Mittelwerten ermittelt. Die blauen gestrichelten Linien kennzeichnen die Regressionsgeraden. Rot eingezeichnet ist die Position von Reizgeber L1.

Tabelle B.1: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA S1–S2 [ms] beim „reduced rabbit“ (Regression).

Abfolge	Effekt	β	$\sigma(\beta)$	t	Prob ($ t = 0$)	R ²
1	Intercept	70.12729	2.80378	25.01	< 0.0001	0.0095
	SOA	−0.03855	0.02159	−1.79	0.0751	
2	Intercept	68.75366	3.01902	22.77	< 0.0001	0.0056
	SOA	−0.03199	0.02325	−1.38	0.1697	
Gesamt	Intercept	69.44048	2.05720	33.75	< 0.0001	0.0073
	SOA	−0.03527	0.01584	−2.23	0.0263	

Anmerkungen: Regressionsanalyse nach der Methode der kleinsten Quadrate. Abfolge 1: Die Reizmuster RR werden entsprechend der Größe von SOA S1–S2 in aufsteigender Reihenfolge vorgegeben; Abfolge 2: Die Reizmuster RR werden entsprechend der Größe von SOA S1–S2 in absteigender Reihenfolge vorgegeben.

B.1.2 Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“

Tabelle B.2: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“.

Stimulus	N	M [mm]	SD [mm]
$\Delta S0$	4	49.68	20.41
$\Delta S1$	4	65.56	24.86
$\Delta S2$	4	−0.95	23.18

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise berechneten Mittelwerten ermittelt ($n = 4$; $N_{PB} = 14$).

B.1.3 Individuelle Kennlinien des Saltationseffekts: „reduced rabbit“

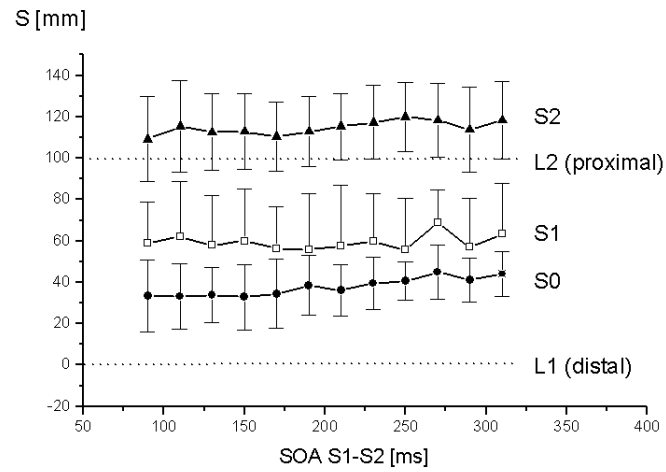


Abbildung B.2: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 1): Dargestellt sind die mittleren Schätzwerte für die Reize S0, S1 und S2 ($N_{Pb} = 14$). Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

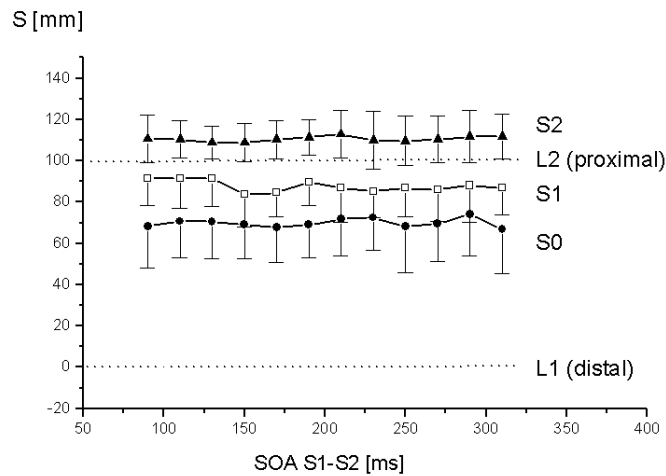


Abbildung B.3: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 2): Dargestellt sind die mittleren Schätzwerte für die Reize S0, S1 und S2 ($N_{Pb} = 14$). Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

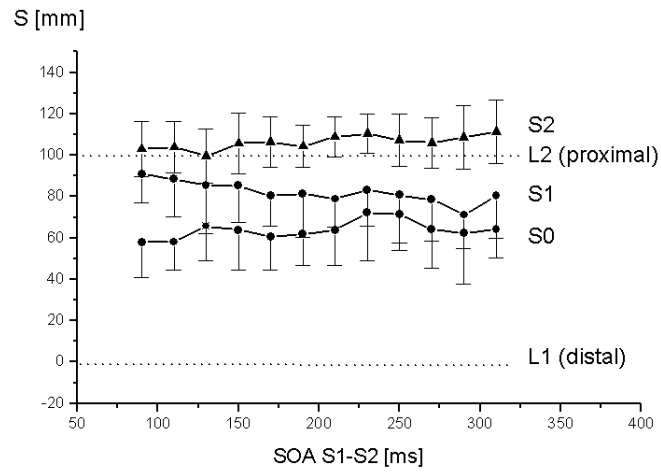


Abbildung B.4: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 3): Mittlere Schätzwerte für S0, S1 und S2 ($N_{Pb} = 14$). Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

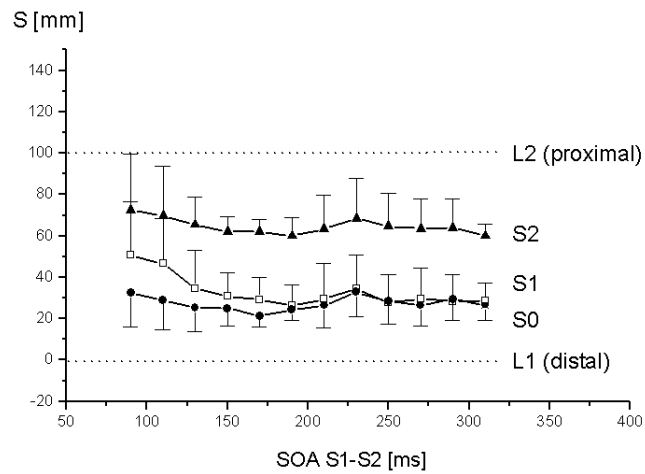


Abbildung B.5: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 3): Dargestellt sind die mittleren Schätzwerte für die Reize S0, S1 und S2 ($N_{Pb} = 14$). Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

B.1.4 Bewertung der Untersuchungsanordnung

Folgende methodische Probleme traten in Vorstudie 1 auf:

- Programmfehler (s. Kap. 5.1.5, S. 91) in der Version VISORNT/0: Verlängerung der SOA um 50 ms
- Betriebssystem (s. Anhang A.2, S. 259): Auftreten eines irregulären Fehlers. Die Zeitintervalle zwischen S0 und S1 werden bei ungefähr 9 % der Messdurchgänge von 1040 ms auf 408 ms verkürzt. Dieser Fehler tritt allerdings nicht häufig genug auf, um für die Fehllokalisierung von S0 verantwortlich zu sein. Zudem liegt ein Intervall von 400 ms schon oberhalb des Zeitbereichs, bei dem Wiemer und Kollegen (2000) eine zeitabhängige integrative Verarbeitung zweier Reize annehmen.
- Zylinderaktuatoren (s. Kap. 5.1.1, S. 79): Der niedrige Vordruck (5 bar) bewirkt eine Variabilität im Ansprechverhalten der Reizgeber. Weiterhin ist der Stimulusverlauf bei diesem Vordruck für die Herstellung des Saltationseffekts als ungünstig zu bewerten.
- Reizgeberanordnung 1 (s. Kap. 5.1.3, S. 84): Durch Bewegungen der Probanden kann sich die Intensität des Drucks ebenso wie der Reizort ändern.
- Abfrage (s. Kap. 5.1.3, S. 84): Die Abfrage durch das Lineal führt zu einer Einschätzung der Reizposition mit einer Auflösung von maximal 0.5 cm. Zur Einschätzung der Punktlokalisationsgenauigkeit sollte eine Skalierungsmöglichkeit mit höherer Auflösung vorliegen.

Ein Teil der in Vorstudie 1 aufgetretenen Probleme konnten unmittelbar für die nachfolgende Studie (Vorstudie 2) behoben werden. In der Weiterentwicklung der Steuersoftware VISORNT/1 wurde der Programmfehler entfernt. Die Zylinderaktuatoren wurden mit einem Kraftsensor (Fa. Entran: ELG-V-5N) überprüft. Diese Überprüfung ergab, dass die Zylinderaktuatoren mit einer Erhöhung des Vordrucks auf 7 bar ein einigermaßen gleichförmiges Ansprechverhalten zeigen und zudem die Amplitude auf 0.8 N erhöht wird (s. Kap. 5.1.1, S. 79). Die Reizgeberanordnung wurde verändert (s. Kap. 5.1.3, S. 85), so dass der Unterarm auf den Reizgebern liegt und damit ein annähernd stabiler Auflagedruck erzeugt wird. Das Lineal zur Abfrage der Reizpositionen konnte erst im Laufe der Vorstudie 2 durch den 3D-Positionsgeber ersetzt werden (s. Kap. 5.1.4, S. 90).

B.2 Vorstudie 2.1

B.2.1 Saltationseffekt: „reduced rabbit“

Tabelle B.3: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 mit SOA S1–S2 [ms] beim „reduced rabbit“ (Regression)

Effekt	β	$\sigma(\beta)$	t	Prob ($ t = 0$)	R^2
Intercept	136.84100	5.050453	27.07	< 0.0001	
SOA	–0.3213	0.04026	–7.98	< 0.0001	0.5602

Anmerkungen: Regressionsanalyse nach der Methode der kleinsten Quadrate.

B.2.2 Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“

Tabelle B.4: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“

Stimulus	N	M [mm]	SD [mm]
$\Delta S0$	2	36.15	33.18
$\Delta S1$	2	102.98	15.91
$\Delta S2$	2	56.15	5.44

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise berechneten Mittelwerten ermittelt ($n = 2$, $N_{Pb} = 2$).

B.2.3 Individuelle Kennlinien des Saltationseffekts: „reduced rabbit“

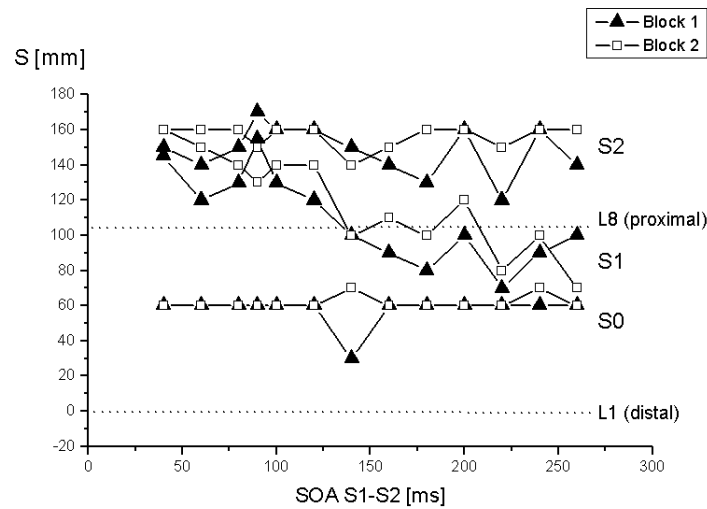


Abbildung B.6: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 1): Die Schätzwerte des 1. Messdurchgangs für die Reize S0, S1 und S2 sind mit den schwarzen Dreiecken eingezeichnet, die des 2. Durchgangs mit den offenen Rechtecken. Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

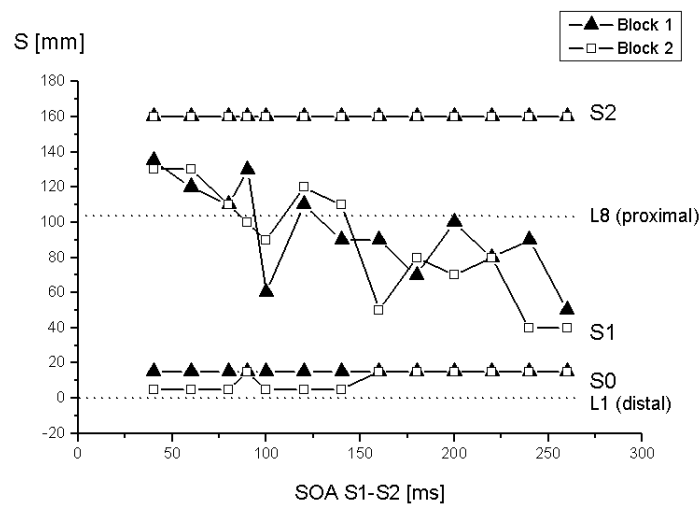


Abbildung B.7: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 6): Die Schätzwerte des 1. Messdurchgangs für die Reize S0, S1 und S2 sind mit den schwarzen Dreiecken eingezeichnet, die des 2. Durchgangs mit den offenen Rechtecken. Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

B.3 Vorstudie 2.2

B.3.1 Saltationseffekt: „reduced rabbit“

Tabelle B.5: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA S1–S2 [ms] beim „reduced rabbit“ (Regression)

Effekt	β	$\sigma(\beta)$	t	Prob ($ t = 0$)	R ²
Intercept	53.29199	6.17671	8.63	< 0.0001	
SOA	−0.12240	0.04920	−2.49	0.0139	0.0386

Anmerkungen: Regressionsanalyse nach der Methode der kleinsten Quadrate.

B.3.2 Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“

Tabelle B.6: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“

Stimulus	N	M [mm]	SD [mm]
$\Delta S0$	4	8.53	11.35
$\Delta S1$	4	40.39	31.40
$\Delta S2$	4	4.21	13.93

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise berechneten Mittelwerten ermittelt ($n = 4$, $N_{PB} = 3$).

B.3.3 Individuelle Kennlinien des Saltationseffekts: „reduced rabbit“

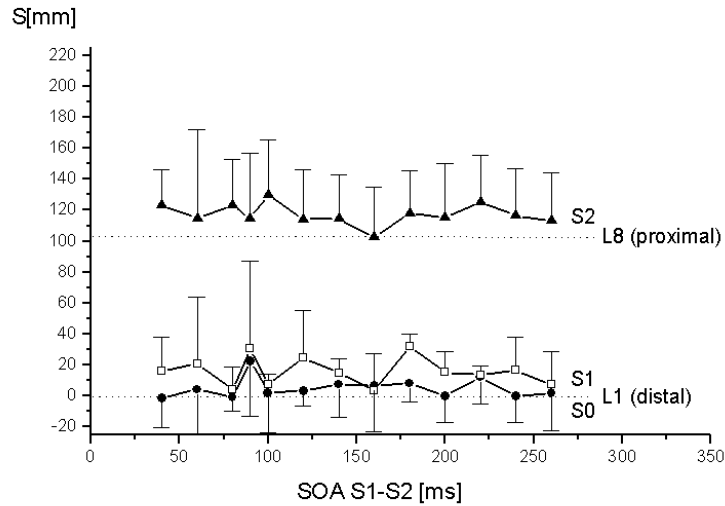


Abbildung B.8: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 8): Dargestellt sind die mittleren Schätzwerte ($N_{Pb} = 3$) für die Reize S0, S1 und S2. Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

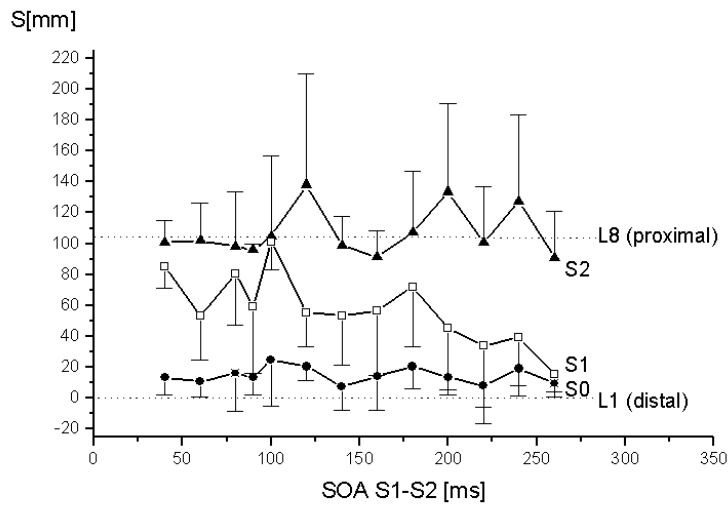


Abbildung B.9: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 9): Dargestellt sind die mittleren Schätzwerte ($N_{Pb} = 3$) für die Reize S0, S1 und S2. Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

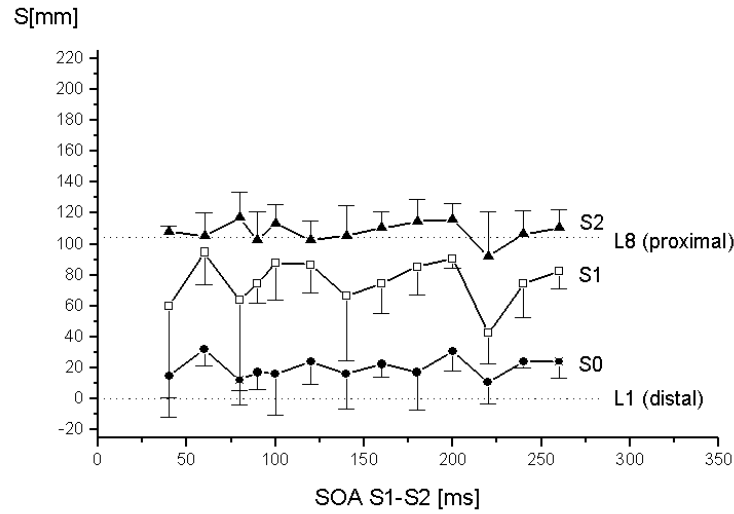


Abbildung B.10: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 10): Dargestellt sind die mittleren Schätzwerte ($N_{PB} = 3$) für die Reize S0, S1 und S2. Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

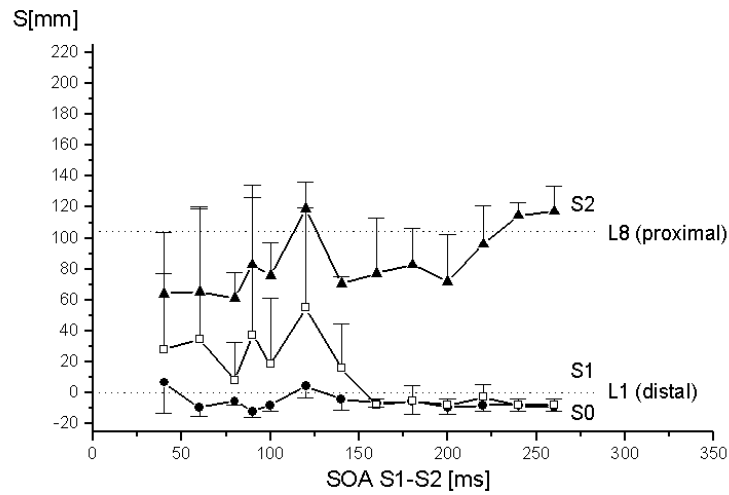


Abbildung B.11: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“ (Proband 11): Dargestellt sind die mittleren Schätzwerte ($N_{PB} = 3$) für die Reize S0, S1 und S2. Die gestrichelten Linien markieren die physikalischen Reizorte.

B.3.4 Bewertung der Untersuchungsanordnung

Folgende Probleme, die auf die Untersuchungsanordnung zurückzuführen sind, traten in Vorstudie 2 auf:

- Betriebssystem: Auftreten des irregulären Fehlers bei 9 % der Messdurchgänge (s. Anhang A.2, S. 259). Das SOA S0–S1 wird von 1040 auf durchschnittlich 408 ms verkürzt.
- Zylinderaktuatoren (s. Kap. 5.1.1, S. 79): Auch bei einem Vordruck von 7 bar und einer 7 m langen Druckluftzuleitung kommt es zu einer erheblichen Dämpfung des Stimulusverlaufs. Die Amplitude beträgt nur 0.8 N.

Ein Teil der in Vorstudie 1 aufgetretenen Probleme wurde innerhalb der Vorstudie 2 behoben. Mit der Steuersoftware VISORNT/1 wurde der Programmfehler, der eine Verlängerung der SOA um 50 ms bewirkte, entfernt (s. Anhang B.1.4, S. 277). Die Erhöhung des Vordrucks, mit dem die Zylinderaktuatoren betrieben werden, führt zu einer höheren Reizintensität bei einer geringeren Amplitudenvariabilität (s. Kap. 5.1.1, S. 79). Durch die Einführung des 3D-Positionsgebers ist eine differenziertere Einschätzung der Stimuluspositionen möglich (s. Kap. 5.1.4, S. 90).

B.4 Hauptstudie 1

B.4.1 Punktlokalisation

Die Stimulismuster SS und DS wurden erst während der laufenden Studie in das Untersuchungsprotokoll aufgenommen. Daher ergeben sich unterschiedliche Stichprobengrößen. Für die ersten zwei Probanden fehlen Werte für Stimulismuster SS und DS.

Lokalisation einzelner Reize

Tabelle B.7: Lokalisation einzelner Reize

Reizort	N	ΔS_1			$ \Delta S_1 $		
		M [mm]	SD [mm]	$\overline{SD}_{Pb} [mm]$	M [mm]	SD [mm]	$\overline{SD}_{Pb} [mm]$
L1	23	17.88	24.89	15.01	24.26	19.60	12.78
L4	23	27.68	21.22	17.78	31.07	19.37	14.88
L8	23	13.69	24.41	14.14	25.28	14.80	10.15

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise berechneten Mittelwerten ermittelt. ΔS spiegelt die Richtung der Fehllokalisationen wider. In $|\Delta S|$ geht der Betrag der Fehllokalisationen in die Berechnung ein (Lokalisationsfehler). $\overline{SD}_{Pb} [mm]$ ist der Mittelwert der Standardabweichungen der probandenweise berechneten Mittelwerte ($N_{Pb} = 3$) und ist somit ein Maß für die Höhe der intraindividuellen Streuungen.

Lokalisation zweier sukzessiver Reize**Tabelle B.8:** Lokalisation zweier sukzessiver Reize bei Reizort L1

Stimulus	N	ΔS			$ \Delta S $		
		M [mm]	SD [mm]	\overline{SD}_{Pb} [mm]	M [mm]	SD [mm]	\overline{SD}_{Pb} [mm]
S1	23	10.35	20.19	12.14	8.13	15.51	9.70
S2	23	15.78	24.83	13.86	12.36	20.32	11.86

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise berechneten Mittelwerten ermittelt. ΔS (Fehllokalisation) gibt die Richtungstendenz der Abweichungen wieder. $|\Delta S|$ (Lokalisationsfehler) gibt die Höhe der Abweichungen unabhängig von der Richtung an. \overline{SD}_{Pb} [mm] ist der Mittelwert der Standardabweichungen der probandenweise berechneten Mittelwerte ($n = 23$, $N_{Pb} = 12$) und ist somit ein Maß für die Höhe der intraindividuellen Streuungen.

Tabelle B.9: Übereinstimmung zwischen der Lokalisation zweier sukzessiver Reize

SOA S1-S2 [ms]	N	$\Delta S1 - \Delta S2$		$ \Delta S1 - \Delta S2 $	
		M [mm]	SD [mm]	M [mm]	SD [mm]
90	23	-4.82	13.31	-6.75	13.17
140	23	-2.45	8.93	-4.84	8.33
260	23	-2.81	5.42	-3.17	5.33
1040	23	-6.87	14.15	-6.94	14.46

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise berechneten Mittelwerten ermittelt ($n = 23$, $N_{Pb} = 3$). Die Differenzwerte $|\Delta S1| - |\Delta S2|$ geben an, inwieweit die Schätzurteile für sukzessive Reize (S1, S2) am gleichen Reizort übereinstimmen. Die beiden Reize wurden bei Reizort L1 vorgegeben.

Effekt von SOA auf die Lokalisation von S1 bei Reizmuster Kontrolle**Tabelle B.10:** Effekt von SOA S1-S2 auf die Lokalisation von S1 bei Reizmuster Kontrolle

Reizort	N	$\Delta S1_{300\text{ ms}} - \Delta S1_{340\text{ ms}}$	
		M [mm]	SD [mm]
L1	25	-5.9	28.20
L2	25	20.71	26.69
L3	25	-4.55	16.74
L4	25	0.72	15.27
L5	25	1.1	14.45
L6	25	-4.23	22.66
L7	25	-0.25	15.92
L8	25	-1.37	14.84

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise gemittelten Werten berechnet ($n = 25$, $N_{Pb} = 3$). Der Effekt wurde anhand der Differenzwerte zwischen den Lokalisationswerten bei den unterschiedlichen SOA-Intervallen berechnet. Je geringer die Differenz ist, desto weniger wird davon ausgegangen, dass die beiden Intervalle differentielle Effekte auf die Lokalisation haben.

B.4.2 Spatale Effekte

Zusammenhang zwischen Reizposition und Lokalisation: Reizmuster Kontrolle

Tabelle B.11: Effekt der Reizposition auf die Lokalisation von S1 bei Reizmuster Kontrolle (Wilcoxon-Signed-Rank)

Reizort	N	M [mm]	SD [mm]	$\Delta S1$		Prob ($ S = 0$)
				$\overline{SD}_{Pb} [mm]$	S	
L1	25	21.01	27.16	17.93	123	< 0.0002 * *
L2	25	29.98	22.79	25.32	129	< 0.0001 * *
L3	25	27.02	24.94	18.83	137	< 0.0001 * *
L4	25	26.76	24.92	17.25	143.5	< 0.0001 * *
L5	25	22.93	24.78	17.25	131	< 0.0001 * *
L6	25	17.34	25.70	21.24	110	< 0.0014 * *
L7	25	7.37	27.00	15.42	47.5	0.2075
L8	25	-0.24	25.71	16.99	0.5	0.9896

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise gemittelten Werten berechnet. $\overline{SD}_{Pb} [mm]$ ist der Mittelwert der Standardabweichungen der probandenweise berechneten Mittelwerte ($N_{Pb} = 6$, $n = 25$) und ist somit ein Maß für die Höhe der intraindividuellen Streuungen.

Tabelle B.12: Lokalisationsfehler $|\Delta S1|$ auf dem Unterarm bei Reizmuster Kontrolle

Reizort	N	M [mm]	SD [mm]	$ \Delta S1 $
				$\overline{SD}_{Pb} [mm]$
L1	25	26.98	22.04	15.61
L2	25	34.00	21.47	18.94
L3	25	33.30	18.41	15.61
L4	25	33.61	18.99	12.20
L5	25	30.23	17.07	12.09
L6	25	29.40	14.82	18.08
L7	25	25.94	12.05	13.28
L8	25	26.10	12.02	12.56

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise gemittelten Werten berechnet. $\overline{SD}_{Pb} [mm]$ ist der Mittelwert der Standardabweichungen der probandenweise berechneten Mittelwerte ($N_{Pb} = 6$, $n = 25$) und ist somit ein Maß für die Höhe der intraindividuellen Streuungen.

Tabelle B.13: Effekt der Reizposition auf die Richtung der Fehllokalisation von S1 bei Reizmuster Kontrolle

Reizort	Richtung	N	$\Delta S1$	
			M [mm]	SD [mm]
L1	proximal	100	30.83	27.09
L1	distal	38	-11.05	6.78
L2	proximal	89	39.96	28.64
L2	distal	49	-16.60	9.69
L3	proximal	110	37.52	23.40
L3	distal	28	-16.58	14.28
L4	proximal	111	36.28	21.35
L4	distal	27	-18.92	14.45
L5	proximal	107	34.15	19.66
L5	distal	31	-14.20	13.68
L6	proximal	95	33.05	23.85
L6	distal	43	-19.88	18.92
L7	proximal	77	29.50	16.90
L7	distal	61	-20.63	18.23
L8	proximal	69	26.02	15.19
L8	distal	69	-25.93	20.81

Anmerkungen: Abweichungen sind wie folgt definiert: Proximal $\Delta S1 \geq 0$; Distal $\Delta S1 < 0$. $N_{Ges} = 138$, $n = 25$.

Position der Reizgeber

Die Distanz zwischen L1 und Handgelenk (Processus styloideus ulnae) der Probanden ist jeweils aufgrund der Normierung der Messstrecke bekannt (s. Kap. 5.7.1, S. 105). Die Position der anderen Reizgeber ergibt sich aus ihrer Distanz zu L1.

Tabelle B.14: Position der Reizgeber auf dem Unterarm der Probanden

Reizort (L)	N	Reizposition _[rel]	
		M [mm]	SD [mm]
L1	25	20.01	7.01
L2	25	26.29	7.01
L3	25	32.56	7.05
L4	25	38.84	7.13
L5	25	45.11	7.24
L6	25	51.39	7.38
L7	25	57.66	7.55
L8	25	63.94	7.74

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise gemittelten Werten berechnet. $N_{Pb} = 3$, $n = 25$.

B.4.3 Spatiotemporale Effekte beim „reduced rabbit“

Saltationseffekt

Tabelle B.15: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA S1–S2 [ms] beim „reduced rabbit“ (Regression)

Effekt	β	$\sigma(\beta)$	t	Prob ($ t = 0$)	R ²
Intercept	42.39871	2.21058	19.18	< 0.0001	
SOA	−0.10016	0.01761	−5.69	< 0.0001	0.0349

Anmerkungen: Regressionsanalyse nach der Methode der kleinsten Quadrate.

Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“

Tabelle B.16: Lokalisation von S1 bei unterschiedlichen SOA-Intervallen beim „reduced rabbit“

		$\Delta S1$ [mm]			
SOA	S1–S2 [ms]	N	M [mm]	SD [mm]	\overline{SD}_{Pb} [mm]
40		25	37.79	28.39	24.95
60		25	44.03	28.45	30.02
80		25	39.23	32.79	20.86
90		25	42.78	32.27	24.57
100		25	42.01	34.82	19.09
120		25	33.93	29.00	24.48
140		25	35.70	37.35	20.27
160		25	30.44	35.97	15.92
180		25	34.16	39.25	18.54
200		25	31.17	33.97	14.17
220		25	23.81	29.37	13.92
240		25	24.85	31.21	15.31
260		25	22.29	28.45	17.07

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise gemittelten Werten berechnet. \overline{SD}_{Pb} [mm] ist der Mittelwert der Standardabweichungen der probandenweise berechneten Mittelwerte ($N_{Pb} = 3$, $n = 25$) und ist somit ein Maß für die Höhe der intraindividuellen Streuungen.

Einflüsse auf die Lokalisation von S0 beim „reduced rabbit“

Tabelle B.17: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S0, S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Spearman-Rangkorrelation)

Spearman-Rangkorrelation: ρ (Prob ($ \rho = 0$))			
Variable	$\Delta S0$	$\Delta S1$	SOA S1–S2 [ms]
$\Delta S0$	1.00	0.67 (< 0.0001)	0.05 (0.3670)
$\Delta S1$	0.7 (< 0.0001)	1.00	−0.22 (< 0.0001)
SOA S1–S2	0.05 (0.3670)	−0.22 (< 0.0001)	1.00

Individuelle Kennlinien des Saltationseffekts beim „reduced rabbit“

Ausgewählt wurden sechs Kennlinien, die beispielhaft darstellen, wie unterschiedlich der Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S0, S1 und S2 und SOA S1–S2 sein kann. Bei Proband 6 (s. Abb. B.12a), 12 (s. Abb. B.12b) und 19 (s. Abb. B.12d) tritt der Saltationseffekt in Form eines negativen Zusammenhangs zwischen S1 und SOA S1–S2 auf. Allerdings wird beim Vergleich von Proband 6 mit 12 deutlich, dass der Saltationseffekt jeweils in einem unterschiedlichen SOA S1–S2-Bereich auftritt: Bei Proband 6 im Bereich von 40 bis 260 ms; bei Proband 12 im Bereich von 40 bis 180 ms.

Während bei Proband 6 und 12 die Daten relativ gut durch ein lineares Modell beschrieben werden (s. Tab. B.18), zeigen sich bei Proband 19 neben dem linearen auch polynomielle Effekte mit deutlichem Erklärungswert. Die Kennlinien von Proband 15 und 28 zeigen keinen Zusammenhang zwischen der Fehllokalisierung von S1 und SOA S1–S2. Von beiden Probanden wird hauptsächlich S2 fehllokalisiert und somit die Strecke zwischen S0 und S2 komprimiert. Bei Proband 25 zeigt sich eine gegenseitige Anziehung von S0, S1 und S2, so dass alle drei Stimuli in die Mitte der physikalischen Strecke zwischen S0 und S2 fehllokalisiert werden.

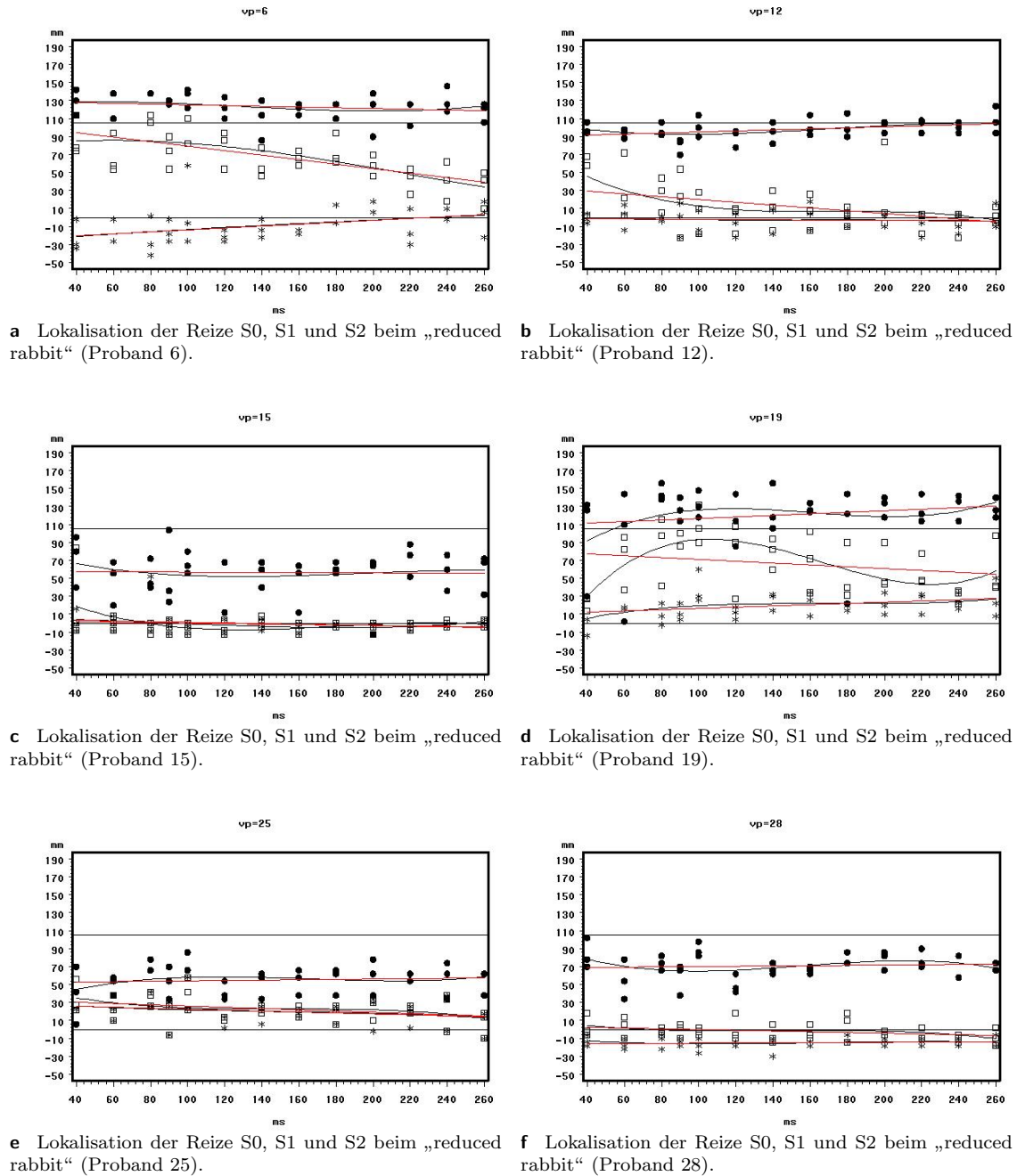


Abbildung B.12: Individuelle Kennlinien beim „reduced rabbit“. Dargestellt sind die mittleren Schätzwerte für die Reize S0, S1 und S2 pro Messwiederholung ($N_{Pb} = 3$; Stern = S0, Quadrat = S1, Kreis = S2). Die Kennlinie der kubischen (schwarze Linie) und der linearen (rote Linie) Regression sind für alle drei Reize im Vergleich dargestellt.

Tabelle B.18: Zusammenhang zwischen der Lokalisation von S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Regression)

Pb	R^2	R^2_{adj}	Dependent Variable: $\Delta S1$				
			Effekt	β	$\sigma(\beta)$	t	Prob ($ t = 0$)
6	0.4673	0.4529	Intercept	104.38078	7.08453	14.73	< 0.0001
			SOA	-0.25130	0.04411	-5.70	< 0.0001
	0.4939	0.4658	Intercept	86.26230	14.90247	5.79	< 0.0001
			SOA	0.05212	0.22458	0.23	0.8178
	0.4958	0.4526	SOA ²	-0.00101	0.00073177	-1.38	0.1770
			Intercept	77.00734	29.77605	2.59	0.0140
			SOA	0.30702	0.74271	0.41	0.6818
			SOA ²	-0.00295	0.00544	-0.54	0.5910
12	0.1652	0.1426	SOA ³	0.00000433	0.00001201	0.36	0.7206
			Intercept	35.17912	9.25377	3.80	0.0005
	0.2005	0.1561	SOA	-0.15591	0.05762	-2.71	0.0102
			Intercept	56.94398	19.54445	2.91	0.0061
	0.2257	0.1593	SOA	-0.52038	0.29454	-1.77	0.0857
			SOA ²	0.00121	0.00095971	1.26	0.2153
			Intercept	92.33046	38.50339	2.40	0.0220
			SOA	-1.49502	0.96040	-1.56	0.1285
15	0.0297	0.0035	SOA ²	0.00864	0.00704	1.23	0.2276
			SOA ³	-0.00001656	0.00001554	-1.07	0.2937
	0.1511	0.1039	Intercept	4.64650	5.67516	0.82	0.4182
			SOA	-0.03760	0.03534	-1.06	0.2942
	0.2040	0.1358	Intercept	27.59095	11.45672	2.41	0.0213
			SOA	-0.42184	0.17266	-2.44	0.0196
			SOA ²	0.00128	0.00056257	2.27	0.0294
			Intercept	56.81594	22.20641	2.56	0.0150
19	0.0505	0.0248	SOA	-1.22677	0.55390	-2.21	0.0334
			SOA ²	0.00741	0.00406	1.83	0.0763
	0.1920	0.1471	SOA ³	-0.00001368	0.00000896	-1.53	0.1359
			Intercept	81.55967	11.82933	6.89	< 0.0001
	0.4133	0.3630	SOA	-0.10328	0.07366	-1.40	0.1692
			Intercept	29.34315	23.55033	1.25	0.2208
			SOA	0.77115	0.35491	2.17	0.0365
			SOA ²	-0.00290	0.00116	-2.51	0.0166
25	0.1141	0.0901	Intercept	-96.47825	40.17315	-2.40	0.0218
			SOA	4.23659	1.00205	4.23	0.0002
	0.1149	0.0657	SOA ²	-0.02932	0.00734	-3.99	0.0003
			SOA ³	0.00005889	0.00001621	3.63	0.0009
	0.1379	0.0640	Intercept	33.44747	5.17591	6.46	< 0.0001
			SOA	-0.07035	0.03223	-2.18	0.0355
			Intercept	35.24363	11.16564	3.16	0.0032
			SOA	-0.10043	0.16827	-0.60	0.5544
28	0.0964	0.0720	SOA ²	0.00009991	0.00054828	0.18	0.8564
			SOA ³	-0.00000860	0.00000890	-0.97	0.3407
	0.0993	0.0492	Intercept	53.61226	22.05898	2.43	0.0203
			SOA	-0.60635	0.55022	-1.10	0.2780
	0.1313	0.0568	SOA ²	0.00396	0.00403	0.98	0.3330
			SOA ³	-0.00000653	0.00000575	-1.14	0.2640
			Intercept	4.05338	3.36494	1.20	0.2360
			SOA	-0.04164	0.02095	-1.99	0.0543

Anmerkungen: Regressionsanalyse nach der Methode der kleinsten Quadrate.

B.4.4 Alpha-Adjustierung

Tabelle B.19: Alpha-Adjustierung nach Bonferroni-Holm

Frage	SP ¹	Test	Variable	α	α -adj. = 0.01	N (Tests)
spatiale Eff.	K	WSR ²	$\Delta S1$ (L2)	< 0.0001	0.0008	13
spatiale Eff.	K	WSR ²	$\Delta S1$ (L3)	< 0.0001	0.0008	12
spatiale Eff.	K	WSR ²	$\Delta S1$ (L4)	< 0.0001	0.0009	11
spatiale Eff.	K	WSR ²	$\Delta S1$ (L5)	< 0.0001	0.001	10
spatiotemp. Eff.	RR	Page ²	$\Delta S1$	< 0.0001	0.001	9
spatiotemp. Eff.	RR	Spearman ⁴	S1, S2	< 0.0001	0.001	8
			S0, SOA	0.3670		
			S1, SOA	< 0.0001	0.001	
spatiale Eff.	K	WSR ²	$\Delta S1$ (L1)	< 0.0002	0.001	7
spatiotemp. Eff.	RR	Page ³	$\Delta S2$	0.0003	0.002	6
spatiale Eff.	K	WSR ²	$\Delta S1$ (L6)	< 0.0014	0.002	5
Punktlokalisation	K/SS	WSR ²	$\Delta S_K - \Delta S_{SS}(L4)$	0.4593	<i>n.s.</i>	4
Punktlokalisation	K/SS	WSR ²	$\Delta S_K - \Delta S_{SS}(L1)$	0.5235	<i>n.s.</i>	3
Punktlokalisation	K/SS	WSR ²	$\Delta S_K - \Delta S_{SS}(L8)$	0.6149	<i>n.s.</i>	2
spatiale Eff.	K	WSR ²	$\Delta S1$ (L8)	0.9896	<i>n.s.</i>	1

¹SP: Stimulismuster; K: Kontrolle; RR: „reduced rabbit“; SS: einzelne Reize

²WSR: Wilcoxon-Signed-Rank

³Page: Trendtest nach Page (1963)

⁴Spearman: Spearman-Rangkorrelation

B.5 Hauptstudie 2

B.5.1 Spatale Effekte

Einflussfaktoren auf die Lokalisation einzelner Reize

Tabelle B.20: Mixed-Model-Analyse mit Messwiederholung für die Lokalisation einzelner Reize

Variable: ΔS				
Effekt	Num df	Den df	F	p > F
Gruppe	1	31	1.91	0.1765
Reizort	1	1547	142.60	< 0.0001
Block	1	1547	52.93	< 0.0001
Reizort x Block	1	1547	18.84	< 0.0001

Gruppenvergleich der Lokalisation einzelner Reize

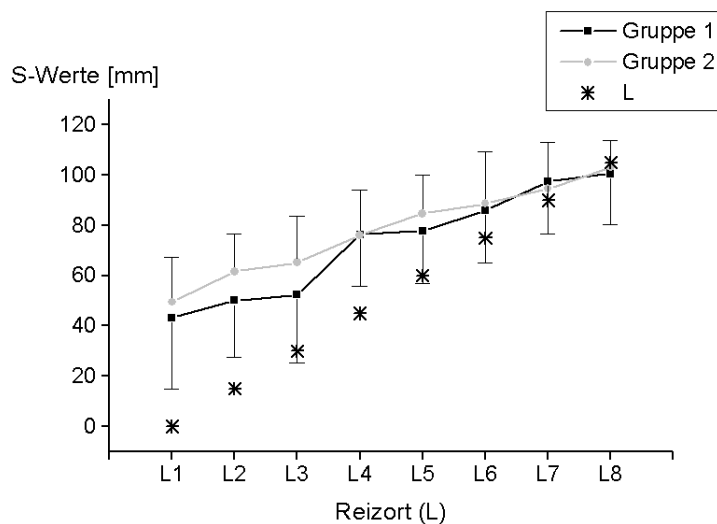


Abbildung B.13: Gruppenvergleich der Lokalisation einzelner Reize. Darstellung der gemittelten Schätzwerte (S) bei einzelnen Reizen (SS) für Gruppe 1 (M, schwarze Linie; N=15) und Gruppe 2 (M, graue Linie; N=18). Die Sterne markieren die physikalischen Reizpositionen L. Die Schätzwerte weichen bei L1–L7 in proximaler Richtung von den physikalischen Reizorten ab. Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise ermittelten Mittelwerten berechnet ($N_{Pb} = 6$).

Einfluss der Reizposition auf die Lokalisation einzelner Reize**Tabelle B.21:** Effekt der Reizposition auf die Lokalisation einzelner Reize (Wilcoxon-Signed-Rank)

$\Delta S1$					
Reizort	N	M [mm]	SD [mm]	S	Prob ($ S = 0$)
L1	33	46.57	23.02	280.5	< 0.0001 **
L2	33	41.32	19.47	280.5	< 0.0001 **
L3	33	29.34	23.35	249	< 0.0001 **
L4	33	31.21	18.89	275.5	< 0.0001 **
L5	33	21.48	18.00	250.5	< 0.0001 **
L6	33	12.48	20.39	197.5	< 0.0001 **
L7	33	5.87	19.33	146	0.007
L8	33	-3.12	15.58	-71	0.2094

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise gemittelten Werten berechnet ($N_{PB} = 6$, $n = 33$). Die Fehllokalisationswerte werden je Reizort mit dem Wilcoxon-Signed-Rank auf einen Unterschied zu Null getestet.

Tabelle B.22: Effekt der Reizposition auf die Richtung der Fehllokalisation einzelner Reize

$\Delta S1$						
Reizort	proximal			distal		
	N [mm]	M [mm]	SD [mm]	N [mm]	M [mm]	SD [mm]
L1	188	49.59	27.25	10	-10.20	6.76
L2	185	44.76	22.93	13	-7.69	5.35
L3	171	36.92	51.76	27	-18.63	15.62
L4	177	36.53	19.59	21	-13.67	11.01
L5	172	27.06	16.30	26	-15.42	11.55
L6	155	21.52	14.50	43	-20.12	21.37
L7	135	16.89	12.33	63	-17.75	20.31
L8	58	11.21	9.73	113	-13.90	15.34

Anmerkungen: Abweichungen sind wie folgt definiert: Proximal $\Delta S1 \geq 0$; Distal $\Delta S1 < 0$. $N_{Ges} = 198$, $n = 33$.

Tabelle B.23: Lokalisationsfehler auf dem Unterarm

$ \Delta S1 $			
Reizort	N	M [mm]	SD [mm]
L1	33	29.84	19.04
L2	33	29.15	17.36
L3	33	27.33	19.12
L4	33	24.78	17.39
L5	33	20.98	14.02
L6	33	21.91	16.02
L7	33	16.03	14.69
L8	33	12.94	12.80

Anmerkungen: Aufgelistet sind die Lokalisationsfehler bei einzelnen Reize (SS) von Block 1.

B.5.2 Spatiotemporale Effekte beim „reduced rabbit“

Tabelle B.24: Lokalisation der Reize beim „reduced rabbit“

Variable	N	M [mm]	SD [mm]
$\Delta S0$	33	37.27	28.89
$\Delta S1$	33	69.08	23.55
$\Delta S2$	33	-7.90	19.60

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise gemittelten Werten berechnet ($N_{PB} = 114$, $n = 33$).

Einflussfaktoren auf die Lokalisation beim „reduced rabbit“

Tabelle B.25: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S1 beim „reduced rabbit“

Variable: $\Delta S1$				
Effekt	Num df	Den df	F	p > F
Gruppe	1	31	2.54	0.1213
SOA	1	3726	412.05	< 0.0001
NR	1	3726	20.83	< 0.0001
Block	1	3726	90.47	< 0.0001

Einflussfaktoren auf die Lokalisation von S2 beim „reduced rabbit“

Tabelle B.26: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S2 beim „reduced rabbit“.

Variable: $\Delta S2$				
Effekt	Num df	Den df	F	p > F
Gruppe	1	31	0.33	0.5721
SOA	1	3726	72.42	< 0.0001
NR	1	3726	4.92	0.0266
Block	1	3726	18.16	< 0.0001

Einflussfaktoren auf die Lokalisation von S0 beim „reduced rabbit“

Tabelle B.27: Zusammenhang zwischen der Fehllokalisation von S0, S1 und SOA beim „reduced rabbit“ (Spearman-Rangkorrelation).

Spearman-Rangkorrelation: ρ (Prob ($ \rho = 0$))			
Variable	$\Delta S0$	$\Delta S1$	SOA S1-S2 [ms]
$\Delta S0$	1.00	0.78 (< 0.0001)	-0.003 (0.9488)
$\Delta S1$	0.78 (< 0.0001)	1.00	-0.202 (< 0.0001)
SOA S1-S2	0.003 (0.9488)	-0.202 (< 0.0001)	1.00

Testung des Modells_(SOA,NR): „reduced rabbit“

Tabelle B.28: Mixed-Model-Analyse für die Residuen der transformierten Werte von S1 (Modell_(SOA,NR)) beim „reduced rabbit“.

Variable: $\widehat{\Delta S1}$				
Effekt	Num df	Den df	F	p > F
Gruppe	1	31	2.54	0.1213
SOA	1	3726	0.27	0.6025
NR	1	3726	0.94	0.3328
Block	1	3726	94.92	< 0.0001

Effekt der Messwiederholungen (Block) auf die Lokalisation beim „reduced rabbit“

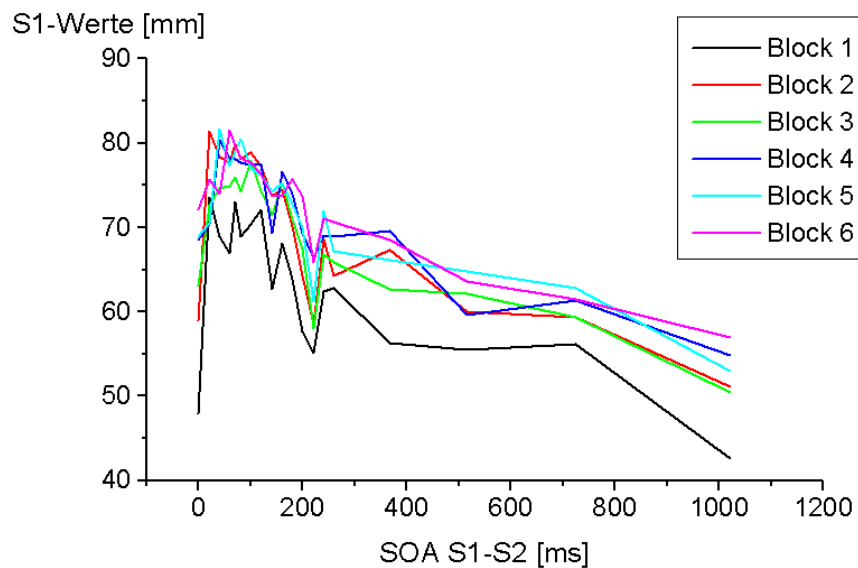
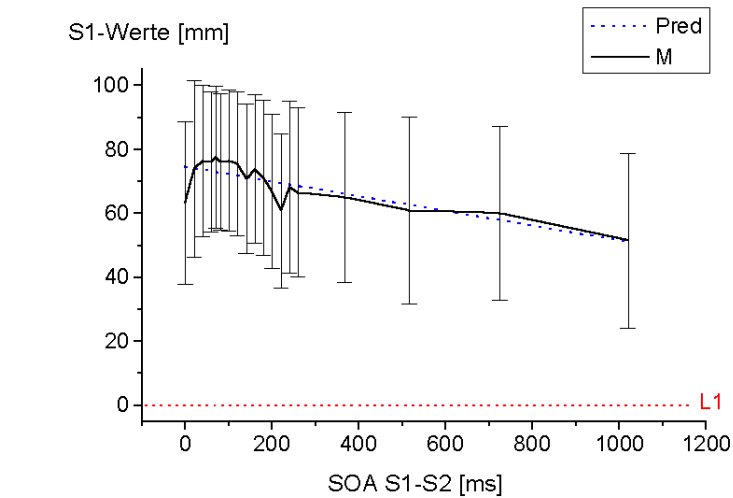
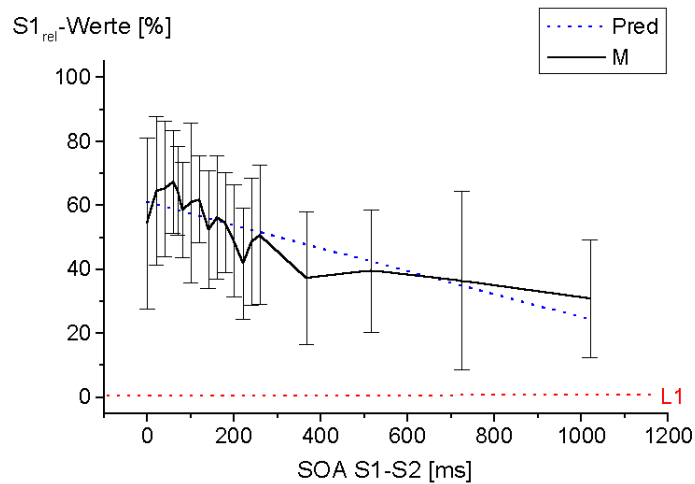


Abbildung B.14: Effekt der Messwiederholungen (Block) auf die Lokalisation von Reiz S1 beim „reduced rabbit“. Dargestellt sind die pro Block gemittelten S1-Werte ($N=33$). Schätzwert S1 nimmt bei jedem SOA S1-S2 von Block 1 bis 6 zu. Besonders deutlich zu sehen ist der sprunghafte Anstieg von Block 1 (schwarze Linie) zu Block 2 (rote Linie).

Relativer Schätzwert $S1_{rel}$: „reduced rabbit“



a Lokalisation von S1 beim „reduced rabbit“: Dargestellt sind die mittleren Werte (M) der probandenweise errechneten Mittelwerte der absoluten S1-Werte (schwarz; $N = 33$, $N_{Pb} = 6$). Blau eingezeichnet ist die Regressionsgerade (Pred).



b Lokalisation von $S1_{rel}$ beim „reduced rabbit“: Dargestellt sind die mittleren Werte (M) der probandenweise errechneten Mittelwerte der relativen $S1_{rel}$ -Werte (schwarz; $N = 33$, $N_{Pb} = 6$). Die $S1_{rel}$ -Werte beziehen sich auf die wahrgenommene Strecke zwischen den Schätzwerten von S0 und S2. Blau eingezeichnet ist die Regressionsgerade (Pred).

Abbildung B.15: Hauptstudie 2: Vergleich der Saltationskennlinien der absoluten und der relativen Schätzwerte beim „reduced rabbit“.

Tabelle B.29: Mixed-Model-Analyse für die relativen Lokalisationswerte von S1 ($\Delta S1_{rel}$) beim „reduced rabbit“

Variable: ΔS				
Effekt	Num df	Den df	F	p > F
Gruppe	1	31	3.16	0.0855
SOA	1	3726	263.29	< 0.0001
NR	1	3726	0.75	0.3863
Block	1	3726	2.11	0.1463

B.5.3 Spatiotemporale Effekte beim „utterly reduced rabbit“

Tabelle B.30: Lokalisation der Reize beim „utterly reduced rabbit“.

Variable	N	M [mm]	SD [mm]
$\Delta S1$	33	58.16	22.47
$\Delta S2$	33	-10.80	16.51

Anmerkungen: Mittelwerte und Standardabweichungen wurden aus den probandenweise gemittelten Werten berechnet ($N_{pb} = 114$, $n = 33$).

Einflussfaktoren auf die Lokalisation von S1 beim „utterly reduced rabbit“

Tabelle B.31: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S1 beim „utterly reduced rabbit“.

Variable: $\Delta S1$				
Effekt	Num df	Den df	F	p > F
Gruppe	1	31	3.10	0.0880
SOA	1	3726	232.04	< 0.0001
NR	1	3726	158.31	< 0.0001
Block	1	3726	337.30	< 0.0001

Einflussfaktoren auf die Lokalisation von S2 beim „utterly reduced rabbit“

Tabelle B.32: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S2 beim „utterly reduced rabbit“.

Variable: $\Delta S2$				
Effekt	Num df	Den df	F	p > F
Gruppe	1	31	0.33	0.5721
SOA	1	3726	66.06	< 0.0001
NR	1	3726	0.08	0.7764
Block	1	3726	18.14	< 0.0001

Testung des Modells_(SOA,NR): „utterly reduced rabbit“

Tabelle B.33: Mixed-Model-Analyse für die Residuen der transformierten Werte von S1 Modell_(SOA,NR) beim „utterly reduced rabbit“.

Variable: $\widehat{\Delta S1}$				
Effekt	Num df	Den df	F	p > F
Gruppe	1	31	3.10	0.0880
SOA	1	3726	0.35	0.5517
NR	1	3726	0.01	0.9070
Block	1	3726	360.45	< 0.0001

Effekt der Messwiederholungen (Block) auf die Lokalisation beim „utterly reduced rabbit“

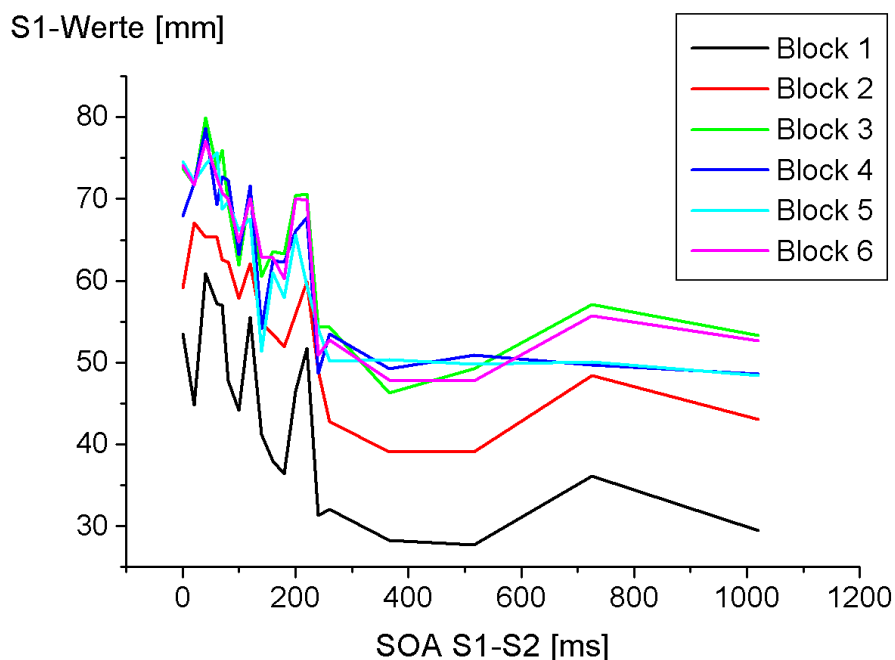


Abbildung B.16: Effekt der Messwiederholungen (Block) auf S1 beim „utterly reduced rabbit“. Dargestellt sind die pro Block gemittelten S1-Werte ($N = 33$). Schätzwert S1 nimmt bei jedem SOA S1–S2 von Block 1 bis 6 zu. Besonders deutlich zu sehen ist der sprunghafte Anstieg von Block 1 (schwarze Linie) zu Block 2 (rote Linie).

B.5.4 Vergleich der beiden Saltationsformen

Tabelle B.34: Mixed-Model-Analyse für die Lokalisation von S1 bei den beiden Saltationsformen

Variable: $\Delta S1$				
Effekt	Num df	Den df	F	p > F
Saltationsform	1	32	260.83	< 0.0001
Gruppe	1	31	3.06	0.0903
SOA	1	7484	554.76	< 0.0001
NR	1	7484	143.13	< 0.0001
Block	1	7484	360.94	< 0.0001
SOA*Saltationsform	1	7484	1.87	0.1715
NR*Saltationsform	1	7484	40.47	< 0.0001
Block*Saltationsform	1	7484	47.93	< 0.0001

B.5.5 Alpha-Adjustierung

Tabelle B.35: Alpha-Adjustierung nach Bonferroni-Holm

Frage	SP	Test	Variable	α	α -adj. = 0.01	N (Test)
Spatiale Eff.	SS	WSR	$\Delta S1$ (L1)	< 0.0001	0.0005	18
Spatiale Eff.	SS	WSR	$\Delta S1$ (L2)	< 0.0001	0.0006	17
Spatiale Eff.	SS	WSR	$\Delta S1$ (L3)	< 0.0001	0.0006	16
Spatiale Eff.	SS	WSR	$\Delta S1$ (L4)	< 0.0001	0.0007	15
Spatiale Eff.	SS	WSR	$\Delta S1$ (L5)	< 0.0001	0.0007	14
Spatiale Eff.	SS	<u>MMA</u>	$\Delta S1$			13
			Gruppe	0.1765	<i>n.s.</i>	
			Reizort	< 0.0001	0.0008	
			Block	< 0.0001	0.0008	
Spatiotemp. Eff.	RR	<u>MMA</u>	$\Delta S1$			12
			Gruppe	0.1213	<i>n.s.</i>	
			SOA	< 0.0001	0.0008	
			NR	< 0.0001	0.0008	
			Block	< 0.0001	0.0008	
Spatiotemp. Eff.	RR	<u>MMA</u>	$\Delta S2$			11
			Gruppe	0.33	<i>n.s.</i>	
			SOA	< 0.0001	0.0009	
			NR	< 0.0266	<i>n.s.</i>	
			Block	< 0.0001	0.0009	
Spatiotemp. Eff.	RR	Spearman	S0, S1, SOA	< 0.0001	0.0009	10
Spatiotemp. Eff.	URR	<u>MMA</u>	$\Delta S1$			9
			Gruppe	0.088	<i>n.s.</i>	
			SOA	< 0.0001	0.001	
			NR	< 0.0001	0.001	
			Block	< 0.0001	0.001	
Spatiotemp. Eff.	URR	<u>MMA</u>	$\Delta S2$			8
			Gruppe	0.5721	<i>n.s.</i>	
			SOA	< 0.0001	0.001	
			NR	0.7764	<i>n.s.</i>	
			Block	< 0.0001	0.001	
Spatiotemp. Eff.	SPII/SPIII	<u>MMA</u>	$\Delta S1$			7
			Saltationsform	< 0.0001	0.001	
			Gruppe	0.0903	<i>n.s.</i>	
			SOA	< 0.0001	0.001	
			NR	< 0.0001	0.001	
			Block	< 0.0001	0.001	
			SOA x Saltationsform	0.1715	<i>n.s.</i>	
			NR x Saltationsform	< 0.0001	0.001	
			Block x Saltationsform	< 0.0001	0.001	
Spatiotemp. Eff.	RR	<u>MMA</u>	$\Delta S1$			6
			Gruppe	0.1213	<i>n.s.</i>	
			SOA	0.8671	<i>n.s.</i>	
			NR	0.0042	<i>n.s.</i>	
			Block	< 0.0001	0.002	
Spatiotemp. Eff.	URR	<u>MMA</u>	$\Delta S1$			5
			Gruppe	0.0880	<i>n.s.</i>	
			SOA	0.4270	<i>n.s.</i>	
			NR	0.1781	<i>n.s.</i>	
			Block	< 0.0001	0.002	
Spatiotemp. Eff.	RR	<u>MMA</u>	$\Delta S1_{rel}$			4
			Gruppe	0.0855	<i>n.s.</i>	
			SOA	< 0.0001	0.003	
			NR	0.3863	<i>n.s.</i>	
			Block	0.1463	<i>n.s.</i>	
Spatiale Eff.	SS	WSR	$\Delta S1$ (L6)	0.002	0.003	3
Spatiale Eff.	SS	WSR	$\Delta S1$ (L7)	0.007	0.005	2
Spatiale Eff.	SS	WSR	$\Delta S1$ (L8)	0.2094	<i>n.s.</i>	1

Anmerkungen: SP: Stimulismuster; K: Kontrolle; RR: „reduced rabbit“; SS: einzelne Reize; WSR: Wilcoxon-Signed-Rank; MMA: Mixed-Model-Analyse; Spearman: Spearman-Rangkorrelation.

B.6 Hauptstudie 3

B.6.1 Signal-Änderungsrate der funktionellen Aktivierungen

Tabelle B.36: Signal-Änderungsraten der Aktivierungen im Postzentralen Gyrus

Pb	Messung	Areal 1			Areal 2			BA	%Veränderung
		x	y	z	x	y	z		
1	1	-4	40	66	-9	40	74	BA1/3	0.4
	2	-4	40	69	-9	41	73	BA1/3	0.5
	3	-5	40	71	-8	40	71	BA1/3	0.5
2	1	-3	44	69	-12	41	73	BA2/1	1
	2	-3	42	67	-13	39	71	BA2/1	3.1
	3	-3	39	64	-11	39	71	BA2/1	2.2
3.1	1				-14	30	70	BA3/1	0.8
	2	-11	31	58	-12	31	73	BA3/1	0.7
	3				-14	31	72	BA3/1	0.5
3.2	1	-6	37	70	-10	33	72	BA3/1	2
	2	-6	38	71	-8	33	71	BA3/1	2.2
	3	-8	38	70	-8	33	71	BA3/1	1.2
4	1	-11	41	62				BA2/1	0.9
	2	-12	39	63	-10	40	66	BA2/1	1.2
	3	-11	39	63	-7	39	58	BA2/1	1.1

Anmerkungen: Die Talairach-Koordinaten (x, y, z) sind pro Proband (Pb) und Messung aufgelistet. Die aktivierten Areale liegen alle innerhalb des Bereichs des Postzentralen Gyrus. Da die Brodmann-Areale (BA) nicht anhand anatomischer Markierungen differenziert werden können, wurden die Angaben in der vorliegenden Arbeit danach getroffen, ob eine größere Nähe des jeweiligen Areals zu BA4 (Zuordnung zu BA1 und 3) oder BA5 und 7 (Zuordnung zu BA2 und 1) bestand.

B.6.2 Saltationseffekt: „reduced rabbit“

Tabelle B.37: Häufigkeit und Ausprägung des Saltationseffekts

Pb	Strecke [mm]	Bedingung 1			Bedingung 2		
		RR 90	RR 140	K 1040	RR 90	RR 140	K 1040
1	D1	120	120	120	110	110	110
	D2	95	70	0	90	70	0
2	D1	70	80	100	70	70	90
	D2	50	50	0	65	50	0
3.1	D1	80	80	100	100	100	100
	D2	0	0	0	0	0	0
3.2	D1	80	80	80	80	80	80
	D2	0	0	0	0	0	0
4	D1	80	60	100	80	100	100
	D2	10	0	1	10	10	0

Anmerkungen: Aufgelistet sind die perzeptiven Korrelate der Saltation pro Proband (Pb) und Messung. Reizmuster RR: „reduced rabbit“; K: Kontrollreizmuster. D1: Distanzschätzung zwischen S0 und S2; D2: Distanzschätzung zwischen S0 und S1.

B.6.3 Kontraste in der Aktivierung

Tabelle B.38: Talairach-Koordinaten der Kontraste in der Aktivierung zwischen den Reizmustern

Pb	Messung	Kontrast	Areal 1				Areal 2				BA	F	p > F
			x	y	z	D	x	y	z	D			
1	2	K-RR 140	-4	40	69	+	-9	41	73	-	BA2/1	5.1	0.002
		K-RR 90	-4	40	69	+	-9	41	73	+	BA2/1	5.1	0.002
		RR 140-90	-4	40	69	-	-9	41	73	+	BA2/1	5.1	0.002
	3	K-RR 140	-5	40	71	-	-8	40	71	+	BA3/1	4	0.009
		K-RR 90					-8	40	71	+	BA3/1	4	0.009
		RR 140-90	-5	40	71	+	-8	40	71	-	BA3/1	4	0.009
2	2	K-RR 140	-3	42	67	+					BA2/1	7.8	< 0.001
		K-RR 90	-3	42	67	+					BA2/1	7.8	< 0.001
		RR 140-90	-3	42	67	+	-13	41	73	+	BA2/1	7.8	< 0.001
	3	K-RR 140	-3	38	63	+	-11	39	71	+	BA2/1	6.0	< 0.001
		K-RR 90	-3	38	63	-	-11	39	71	-	BA2/1	6.0	< 0.001
		RR 140-90	-3	38	63	-	-11	39	71	-	BA2/1	6.0	< 0.001
3.1	2	K-RR 140	-13	32	60	-	-13	31	72	-	BA3/1	9.1	< 0.001
		K-RR 90	-13	32	60	-	-13	31	72	-	BA3/1	9.1	< 0.001
		RR 140-90	-13	32	60	+	-13	31	72	-	BA3/1	9.1	< 0.001
	3	K-RR 140					-14	31	72	-	BA3/1	4.0	0.01
		K-RR 90					-14	31	72	-	BA3/1	4.0	0.01
		RR 140-90					-14	31	72	-	BA3/1	4.0	0.01
3.2	2	K-RR 140	-6	39	69	+	-10	34	72	-	BA3/1	4.1	0.008
		K-RR 90	-6	39	69	+	-10	34	72	+	BA3/1	4.1	0.008
		RR 140-90	-6	39	69	+	-10	34	72	+	BA3/1	4.1	0.008
	3	K-RR 140	-8	38	70	+	-8	33	71	+	BA2/1	6.1	< 0.001
		K-RR 90	-8	38	70	+	-8	33	71	+	BA2/1	6.1	< 0.001
		RR 140-90	-8	38	70	+	-8	33	71	+	BA2/1	6.1	< 0.001
4	2	K-RR 140	-9	40	64	+					BA2/1	9.5	< 0.001
		K-RR 90	-9	40	64	+					BA2/1	9.5	< 0.001
		RR 140-90	-9	40	64	-					BA2/1	9.5	< 0.001
	3	K-RR 140	-10	39	63	+	-7	39	58	-	BA2/1	7.7	< 0.001
		K-RR 90	-10	39	63	-	-7	39	58	-	BA2/1	7.7	< 0.001
		RR 140-90	-10	39	63	-	-7	39	58	-	BA2/1	7.7	< 0.001

Anmerkungen: Pro Proband (Pb) und Messung sind die Talairach-Koordinaten (x, y, z) der Areale aufgelistet, in der die Reizmuster jeweils differentielle Effekte hervorrufen. In Spalte *D* ist aufgelistet, welche der beiden verglichenen Reizbedingungen eine höhere Aktivierung hervorruft: Term 1 < Term 2 $\Rightarrow D = -$; Term 1 > Term 2 $\Rightarrow D = +$. Die aktivierten Areale liegen alle innerhalb des Bereichs des Postzentralen Gyrus. Da die Brodmann-Areale (BA) nicht anhand anatomischer Markierungen differenziert werden können, wurden die Angaben in der vorliegenden Arbeit danach getroffen, ob eine größere Nähe des jeweiligen Areals zu BA4 (Zuordnung zu BA1 und 3) oder BA5 und 7 (Zuordnung zu BA2 und 1) bestand.

B.6.4 BOLD-Antworten auf die unterschiedlichen Reizmuster

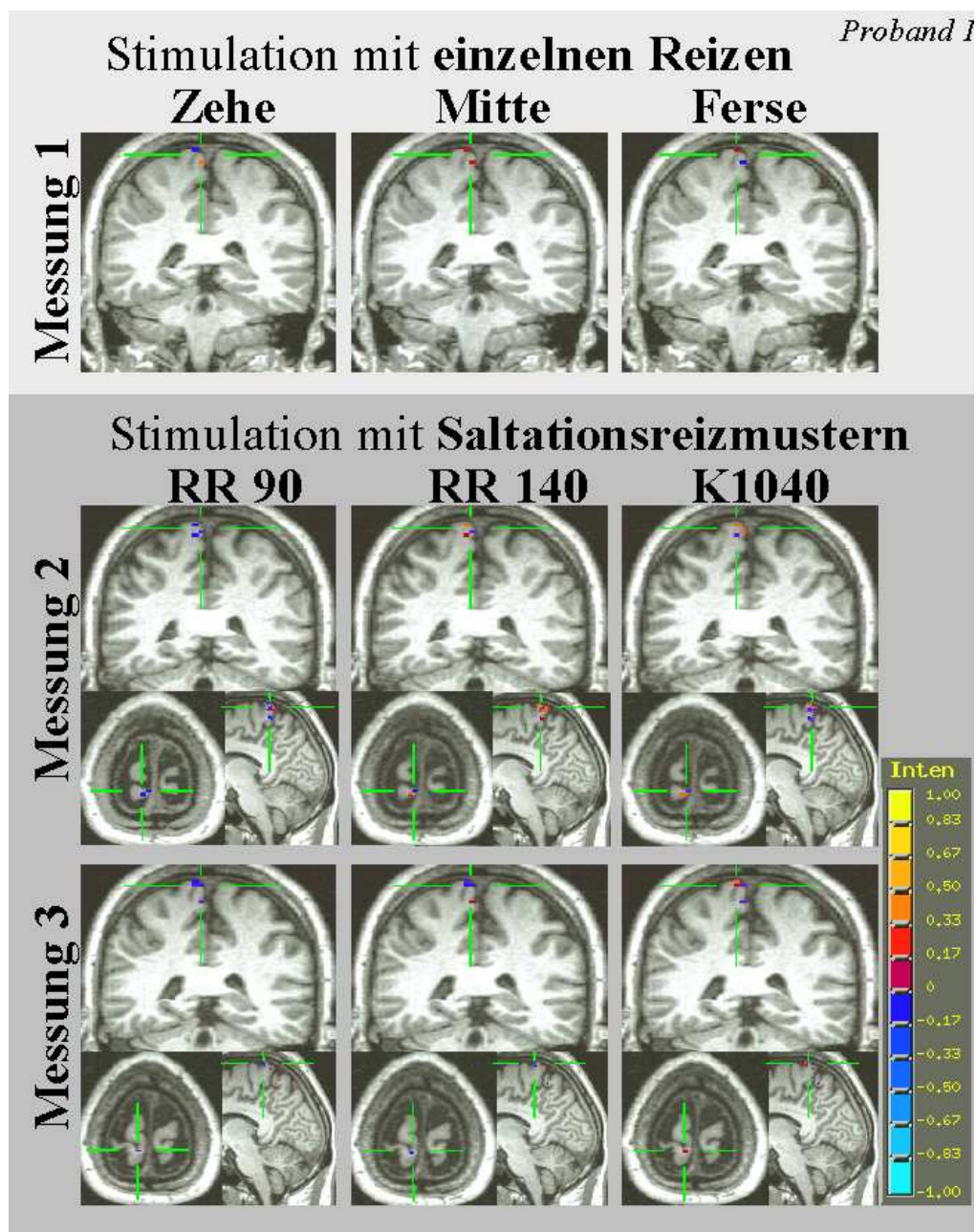


Abbildung B.17: Ergebnisse der funktionellen Magnetresonanztomographie bei Proband 1. Veränderung der Aktivierung bei unterschiedlichen spatialen (Messung 1) und spatiotemporalen (Messung 2 und 3) Reizmustern. Dargestellt sind die β -Koeffizienten der multiplen linearen Regression im relevanten Ausschnitt im Gyrus postzentralis. Messung 1: Stimulation der Ferse, Fußmitte und der Zehenballen mit einzelnen Reizen (SS). Messung 2 und 3: Stimulation mit Reizmuster RR („reduced rabbit“; SOA S1–S2 90 und 140 ms) und K (Kontrolle; SOA S1–S2 1040 ms). Auf der rechten Seite der Grafik ist die Farbskala dargestellt mit der die Intensitäten kodiert sind. Die Farbskala (+/- 1) bezieht sich auf einen β -Bereich von +/- 0.1.

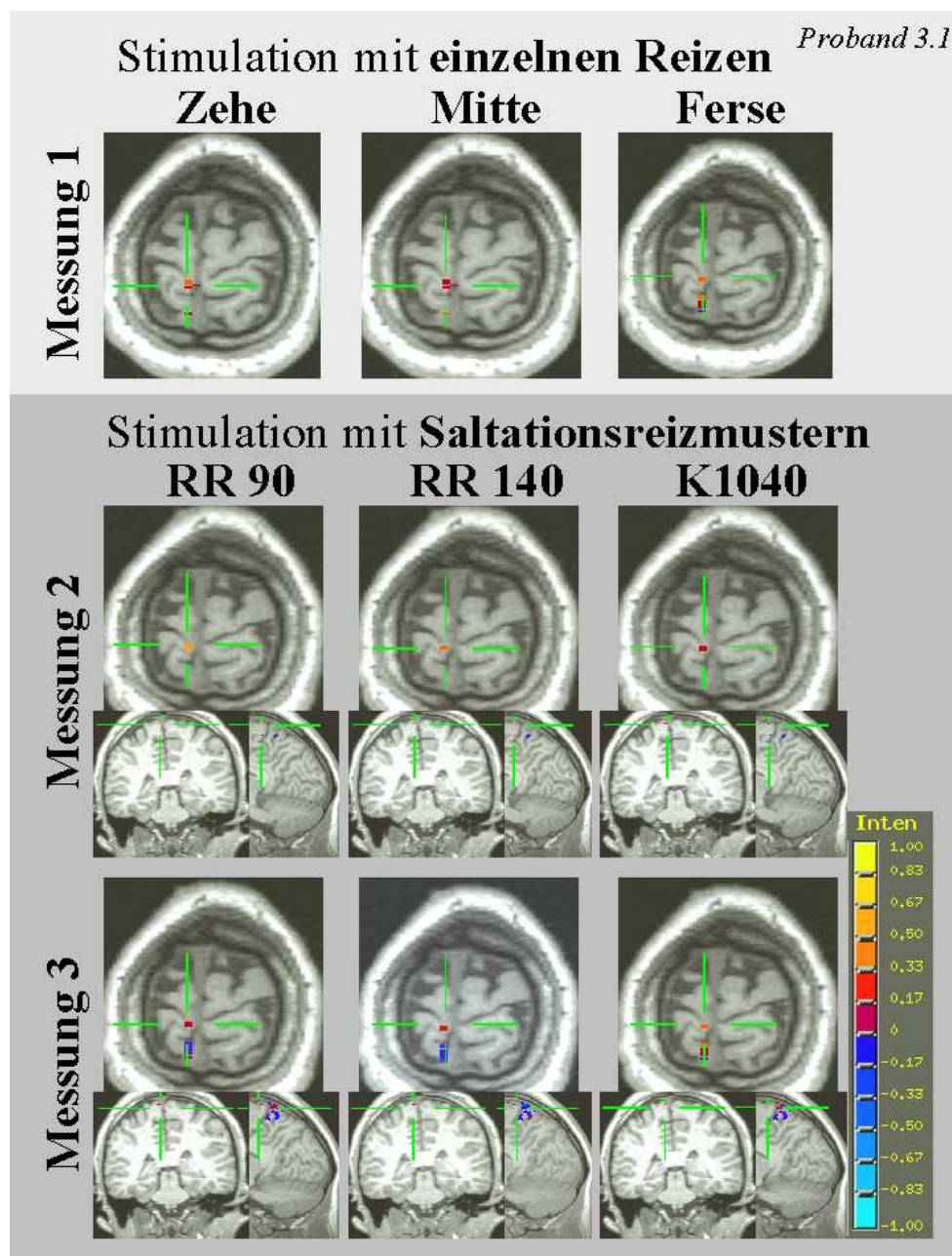


Abbildung B.18: Ergebnisse der funktionellen Magnetresonanztomographie bei Proband 3.1. Veränderung der Aktivierung bei unterschiedlichen spatialen (Messung 1) und spatiotemporalen (Messung 2 und 3) Reizmustern. Dargestellt sind die β -Koeffizienten der multiplen linearen Regression im relevanten Ausschnitt im Gyrus postzentralis. Messung 1: Stimulation der Ferse, Fußmitte und der Zehenballen mit einzelnen Reizen (SS). Messung 2 und 3: Stimulation mit Reizmuster RR („reduced rabbit“; SOA S1–S2 90 und 140 ms) und K (Kontrolle; SOA S1–S2 1040 ms). Auf der rechten Seite der Grafik ist die Farbskala dargestellt mit der die Intensitäten kodiert sind. Die Farbskala (+/- 1) bezieht sich auf einen β -Bereich von +/- 0.1.

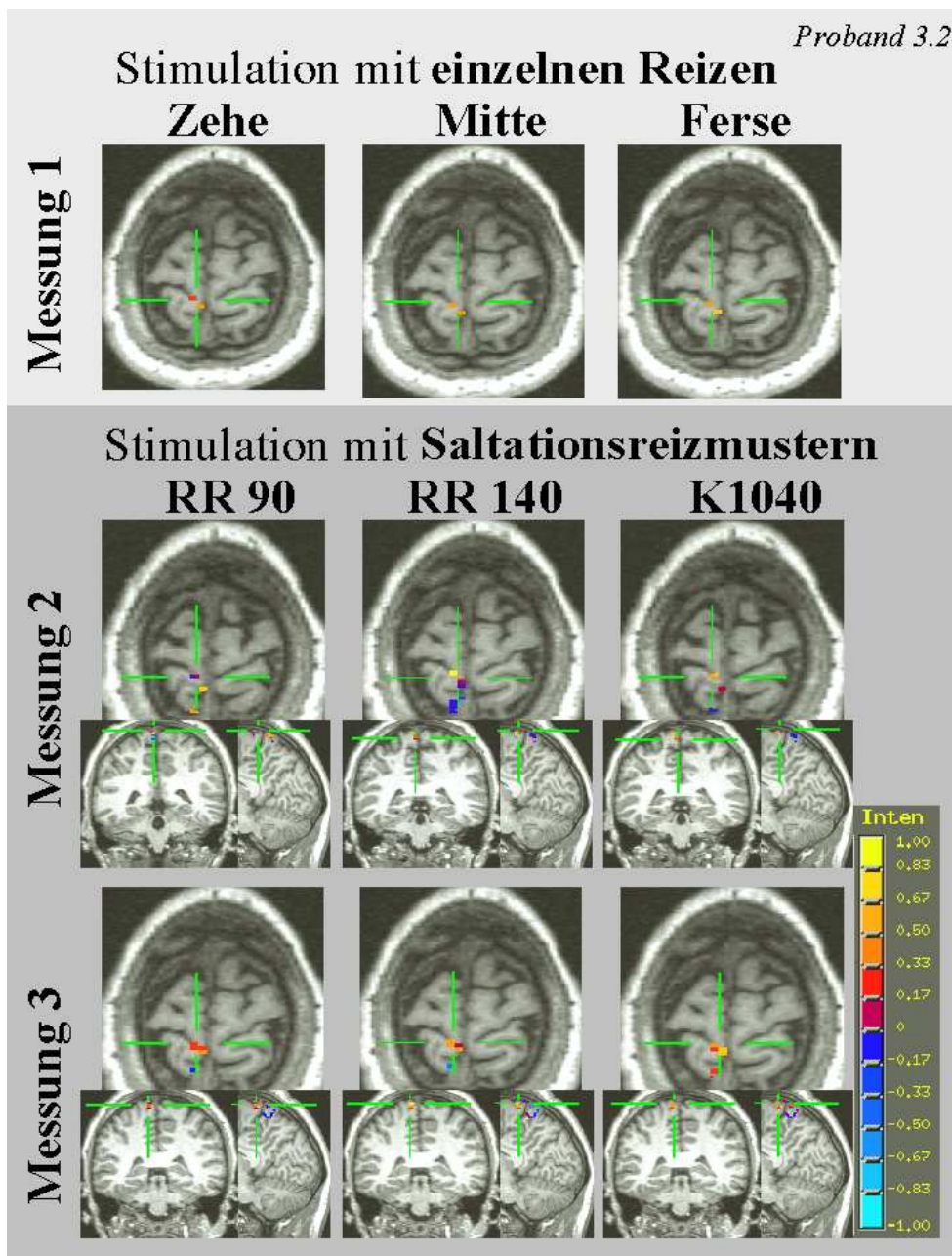


Abbildung B.19: Ergebnisse der funktionellen Magnetresonanztomographie bei Proband 3.2. Veränderung der Aktivierung bei unterschiedlichen spatialen (Messung 1) und spatiotemporalen (Messung 2 und 3) Reizmustern. Dargestellt sind die β -Koeffizienten der multiplen linearen Regression im relevanten Ausschnitt im Gyrus postzentralis. Messung 1: Stimulation der Ferse, Fußmitte und der Zehenballen mit einzelnen Reizen (SS). Messung 2 und 3: Stimulation mit Reizmuster RR („reduced rabbit“; SOA S1–S2 90 und 140 ms) und K (Kontrolle; SOA S1–S2 1040 ms). Auf der rechten Seite der Grafik ist die Farbskala dargestellt mit der die Intensitäten kodiert sind. Die Farbskala (+/- 1) bezieht sich auf einen β -Bereich von +/- 0.1.